VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СОЮЗА ССР

КЛАССИКИ НАУКИ

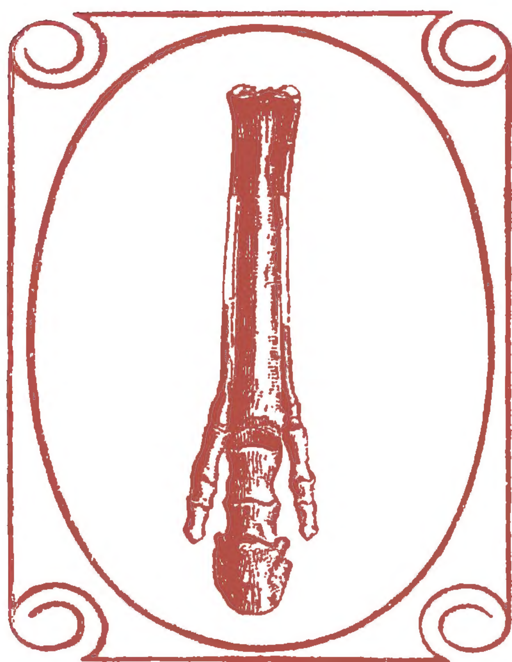


В. О. КОВАЛЕВСКИЙ

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ ЛОШАДЕЙ



РЕДАКЦИЯ
ДЕЙСТВИТЕЛЬНОГО ЧЛЕНА АКАДЕМИИ НАУК
ГРУЗИНСКОЙ ССР
Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
1948

Под общей редакцией Комиссии Академии Наук СССР
по изданию научно-популярной литературы

Председатель Комиссии президент Академии Наук СССР
академик *С. И. ВАВИЛОВ*

Зам. председателя член-корреспондент Академии Наук СССР
П. Ф. ЮДИН


ПАЛЕОНТОЛОГИЯ ЛОШАДЕЙ
В.О.КОВАЛЕВСКИЙ

ОБ ANCHITHERIUM AURELIANENSE CUV. И О ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ ЛОШАДЕЙ



ЧАСТЬ ПЕРВАЯ



Весной 1871 года, знакомясь с палеонтологическими коллекциями Лаборатории Сравнительной Анатомии Музея,[1] я был приятно поражен, увидев большое количество происходящих из Сансана[2] окаменелостей, которые были, повидимому, доставлены после опубликования «Остеографии» Блэнвилля[3] и не были пока никем описаны. Среди окаменелостей, происходящих из этой местности, было много остатков анхитерия[4]; в частности, два черепа, правда раздавленных, но сохранивших полную зубную систему. Некоторое количество костей, отличавшихся лучшей сохранностью, было выставлено в витрине Палеонтологической Галереи.[5] Желание изучить подробнее и полнее остеологию этого любопытного рода побудило меня обратиться к профессору Жерве[6] с просьбой разрешить мне исследовать все остатки анхитерия, как в Лаборатории Сравнительной Анатомии, так и в Палеонтологической Галерее, и эта просьба была исполнена самым благожелательным образом. Когда же, по окончании изучения этих образцов, я решил посвятить этому роду особую монографию, профессор Жерве весьма любезно оказывал мне помощь, чтобы облегчить мне исследование и сделать его более полным. Таким образом, я не только имел возможность выбирать из коллекций Музея образцы, нужные для сравнения. но, кроме того, для деталь-

ного сравнения с остатками анхитерия, мне было разрешено перенести из Палеонтологической Галереи в Лабораторию лотки, содержащие кости палеотериев, описанных Кювье. С другой стороны, благодаря чрезвычайной благожелательности, в проявлении которой со стороны профессора А. Годри[7] может быть уверен каждый исследователь, я имел свободный доступ к замечательным коллекциям, привезенным этим ученым из Пикерми[8] и Кюкюрона;[9] это создавало исключительно благоприятные условия для моей работы, так как изучение анхитерия, столь явно обнаруживающего признаки рода, занимающего промежуточное положение между палеотериями[10] и гиппарионами,[11] безусловно требовало сравнения его с этими двумя родами, что́ я и старался осуществлять в своих описаниях.

Первая часть работы, предлагаемая сейчас читателям, содержит описание длинных костей скелета, а также кисти и стопы; все, что относится к черепу и к зубной системе, общие рассуждения и попытка реставрации скелета составят вторую часть этого исследования, которая должна появиться в скором времени.

В заключение этих вступительных замечаний не могу не выразить своей глубокой признательности г-ну Альфонсу Мильн-Эдвардсу[12] за исключительную любезность, с которой он предоставил в мое распоряжение свою прекрасную коллекцию ископаемых костей из Сансана и Аллье.[13]

Выражаю мою глубокую благодарность г-ну Делагэй за труд, затраченный им на рисование моих таблиц; всякая похвала его таланту с моей стороны была бы, однако, излишней, так как нет палеонтолога, не признающего услуг, оказанных г-ном Делагэй науке выполнением прекрасных таблиц безупречной точности, которыми его карандаш украсил «Остеографию» Блэнвилля, «Палеонтологию Франции» проф. П. Жерве и большое количество других важных трудов.

ОБ *ANCHITHERIUM AURELIANENSE* CUV.

Род *Anchitherium,* являющийся предметом моего исследования, был открыт в конце минувшего века одним орлеанским минералогом, Дефе, который сообщил об этом в своей работе, изданной в Париже в 1783 г.; кости, обнаруженные Дефе в озерных известняках Монтабюзара,[14] так же как и другие окаменелости из этой местности, были переданы Кювье, который дал довольно краткое их описание в «Ossements Fossiles» (том V, стр. 438 четвертого издания). Ввиду того, что анхитерий обладает совершенно палеотероидной головой и, одновременно, в высшей степени гиппоидными конечностями и что Кювье располагал, главным образом, костями, относящимися к зубной системе, различия казались ему не столь существенными, чтобы относить животное из Орлеана и палеотериев из гипсовых[15] отложений к различным родам; однако, основываясь на некоторых отличиях в зубной системе, он выделил новый вид, названный им *Palaeotherium aurelianense.* Помимо нескольких хорошо сохранившихся окаменелостей с почти полной зубной системой взрослого животного, Кювье изобразил еще один конец бедренной кости и верхнюю часть левой средней (3-й) пястной кости, которую он, однако, описал как плюсневую, сравнивая ее с соответствующей костью *Palaeotherium latum.* Тут явная ошибка. Я не видел оригиналов Кювье, которые в Пале-

онтологической Галерее отсутствуют, но если судить по рис. 16 табл. 148 «Ossements Fossiles», то не может быть ни малейшего сомнения в том, что кость, изображенная Кювье, относится к пясти. Отсутствие выемки, заметной на наружной поверхности всех плюсневых костей анхитерия, резко выраженная фасетка для unciforme и, в особенности, выступ для прикрепления m. extensor carpi radialis, расположенный в передней части кости и отсутствующий на задней конечности,— все эти признаки указывают на то, что это конец пястной кости, а не плюсневой.

В 1834 г. появился труд Ге́рмана фон-Мейера [16] о Георгенсгмюнде, [17] в котором автор* очень тщательно описывает зубную систему и дает полный морфологический анализ зубов; позже он предложил выделить орлеанских палеотериев в отдельный род, назвав его анхитерием, что и было принято всеми палеонтологами, за исключением Блэнвилля.

Кристоль[18] в XXIV томе «Comptes-Rendus» поместил краткую заметку об анхитерии и, основываясь на его сходстве с лошадью, предложил название — *Hipparitherium*. Об этом роде Кристоль опубликовал в одном провинциальном научном сборнике еще одну заметку, которую мне не удалось достать.

Открытие большого местонахождения окаменелостей в Сансане и раскопки, произведенные, главным образом, профессором Ларте,[19] дали громадное количество костей анхитерия, которые г. Ларте уступил Лаборатории Сравнительной Анатомии «Jardin des plantes»,[20] где я и занялся их изучением, так же как исследованием значительного количества других окаменелостей, происходящих из раскопок, произведенных г. Лорияром.[21] Г. Ларте в своей работе «Colline de Sansans» дал краткую заметку об анхитерии; он предполагал опублико-

---

* Die fossilen Knochen und Zähne von Georgensgmünd. Frankfurt, 1834.

вать работу in extenso; во всяком случае в письме, адресованном профессору Гексли, который был настолько любезен, что показал мне его, г. Ларте пишет, что он уже десять лет готовит работу об анхитерии. Мне неизвестно, найдены ли были в бумагах покойного материалы, относящиеся к этой работе.

Блэнвилль посвятил таблицы VII и IV Остеографии анхитерию, которого он называет *Palaeotherium hippoides*; в отношении исполнения рисунков лучшего и желать нельзя, но описание столь скудно, что ни на шаг не продвинуло вперед наши весьма неполные познания об этом интересном роде.

Профессор Жерве в своей «Зоологии и палеонтологии Франции» дал краткое описание анхитерия; в то же время он говорит о двух других, меньших, видах анхитерия: *Anchitherium Dumasi* и *A. Radegondense*. Последний происходит из лигнитов Апта[32] и острова Уайт;[31] однако наши сведения об этих двух видах крайне неполны, даже зубная система известна не полностью, и я не встречал в какой-либо работе упоминания о них и не видел ни в одной коллекции ни единой кости, принадлежащей к одному из этих двух маленьких видов анхитерия.

Г. профессор Оскар Фраас[22] в своей прекрасной работе «Die Fauna von Steinheim», опубликованной в «Würtembergische Jahreshefte» в 1869 г., дает превосходное описание некоторых остатков анхитерия, найденных в Штейнгейме; автор изображает зубную систему взрослого животного, две плюсны и одну пясть, которые ему посчастливилось обнаружить полными и принадлежащими, по всей вероятности, одному индивидууму. Помимо некоторых других костей, г. Фраас изобразил зуб (т. VI, рис. 4), рассматриваемый им как клык анхитерия. Я постараюсь, однако, при рассуждении о зубной системе, во второй части моего исследования, доказать, что зуб этот не мог принадлежать анхитерию.

Литература, рассеянная в «Jahrbuch», так же как и в журнале «Geologische Reichsanstalt», содержит лишь описания некоторых обломков, не имеющих особого значения.

Остатки анхитерия, найденные в Америке, были описаны г. профессором Лейди[23] в работе «Ancient Fauna of Nebrasca» и в «Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia»— Extinct Mammalian Fauna of Dacota and Nebrasca, 1869; у меня будет случай говорить об этой работе во второй части моего исследования (при описании головы), так как г. Лейди не дает изображения ни одной кости скелета.

Вот почти вся литература о столь важном ископаемом роде; она далека от того, чтобы быть богатой, и новое исследование мне не казалось лишним, тем более что, благодаря исключительной любезности г. профессора П. Жерве, я мог располагать более полными материалами, чем предшествовавшие мне авторы. Кроме того, составление монографии об анхитерии, теперь, после ряда замечательных побед теории Дарвина, столь соблазнительно, что устоять перед этим не смог бы ни один естествоиспытатель-трансмутационист. Однако не следует думать, что я начал эту работу с предвзятой целью; напротив, я подходил к фактам беспристрастно и на интересующие меня вопросы даю такой ответ, какой мне был продиктован моим материалом. С самого начала одним из главных возражений против теории трансмутации всегда было то, что в пластах земной коры мы не находим форм, которые являли бы нам переход от одного вида или рода к другому; отсутствие этих «звеньев», «missing links», было всегда боевым конем поборников видовой неизменности существ. Нет никакого сомнения в том, что знания наши о вымерших животных пока что очень неполны; едва ли одна тысячная часть существовавших некогда животных известна натуралистам. Каждая раскопка, произведенная в неисследованных областях, приносит новые материалы. Подтверждением сказанного является хотя бы открытие прекрасной фауны пластов с *Dicynodon*[24] в Южной Африке или гигантских

сумчатых[25] Веллингтон-Вэлли[26] в Новой Голландии. Тем не менее, даже тот материал, которым сейчас обладает наука, дает часто возможность восстановления некоторых подобных недостающих звеньев. Работа об анхитерии — первая из серии, которую я предполагаю опубликовать в этом направлении. И, действительно, анхитерий по строению своего скелета является столь промежуточным, переходным родом, что если бы теория трансмутации не была уже прочно обоснована, он мог быть одной из наиболее важных ее опор. В нем каждая кость, каждая фасетка кости, каждый сустав стремятся измениться во взятом направлении, и любой вдумчивый натуралист, любой беспристрастный человек, рассматривая кости в натуре и производя сколько-нибудь точное сравнение всей серии, названной мною палеотеро-гиппоидной,[27] был бы вынужден притти к выводу, которого невозможно избежать, — что тут имеет место случай трансмутации, что невозможно предположить существование специальных актов творения для всех признаков, являющихся переходными.

Появление четырех родов ряда: *Palaeotherium medium*, *Anchitherium*, *Hipparion* и лошадь в пластах, следующих друг за другом во времени, еще больше подкрепляет выводы, к которым приводит изучение их костей. Однако я очень далек от мысли, что животное, называемое нами *Palaeotherium medium*, было прямым предком какого-то одного анхитерия, последний — предком какого-то одного гиппариона (может быть, *Merichippus* Ld.)[28] и так далее; но в собрании особей, именуемых нами *P. medium*, всегда встречаются некоторые формы, более анхитероидные, чем прочие; таким же образом, благодаря большому количеству образцов, находящихся в моем распоряжении, я мог установить, что среди анхитериев бывают индивидуумы, которые, находясь еще в пределах вида, обнаруживают незначительные признаки, сближающие их то с лошадью, то с палеотериями. Некоторые маленькие фасетки, некоторые особенности сочленения, представленные у одних индивидуумов, отсутствуют

у других. Нет сомнения, что переход был осуществлен посредством двух особей, которые более всего приближались друг к другу; но требовать, как это делают обычно приверженцы неизменности видов, чтобы мы им представили именно этого последнего палеотерия и его прямого потомка, первого анхитерия,— это значит желать невозможного. Новые признаки не появляются и старые не исчезают внезапно, от одного животного к другому; появление, как и исчезновение, признаков происходит медленно, так сказать, колеблющимся образом. Признак, который был нормальным, начинает иногда отсутствовать, затем он становится индиферентным, т. е. присутствует так же часто, как и отсутствует, наконец, он становится редким и совершенно исчезает.

Чтобы привести лишь некоторые известные примеры, я упомяну маленький передний предкоренной зуб палеотериев, который становится относительно еще меньшим у анхитерия, хотя и присутствует постоянно; у гиппарионов зуб этот отсутствует так же часто, как и присутствует, а у современных лошадей он становится довольно редким.

Примерами исчезающих признаков могут служить клыки оленей и верхние рудименты 2-го и 5-го пальцев у жвачных.*

Так как переходы совершаются лишь понемногу, посредством легких изменений признаков, то я был вынужден произвести более подробный анализ скелета, чем это делается обычно в палеонтологических работах. Однако я не сомневаюсь, что новый исследователь найдет еще много такого, что ускользнуло от моего внимания.

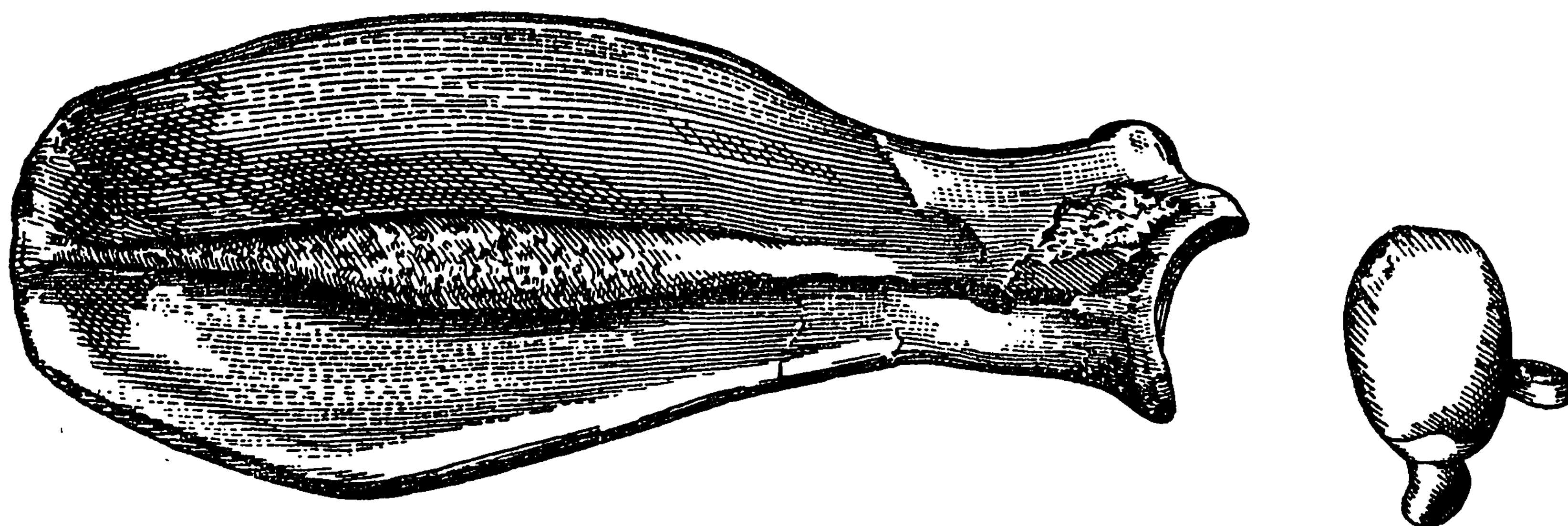
При описании я постараюсь, насколько это возможно, давать сравнительные описания, ссылаясь на примеры, которые доступны всем, в любом анатомическом музее. Ограниченность средств, которыми я располагал, не позволила мне изобразить

* Гензель[29] в своем труде о гиппарионе (Abh. Berl. Akad., 1861) также приводит несколько подобных фактов.

многие кости, заслуживавшие этого; если бы вместо цитирования палеонтологических атласов я мог дать изображения, как это я попытался сделать в отношении запястья и предплюсны, это придало бы моим сравнениям бо̀льшую ясность. Впрочем, я надеюсь еще раз вернуться к этому предмету в связи с попыткой дать полную реставрацию анхитерия, которую я смогу предпринять, как только мне удастся найти в различных коллекциях достаточный материал для подобной реставрации.

ЛОПАТКА

К сожалению, коллекция не содержит цельной кости, но и та половина, что существует и изображена мною на рис. 37,



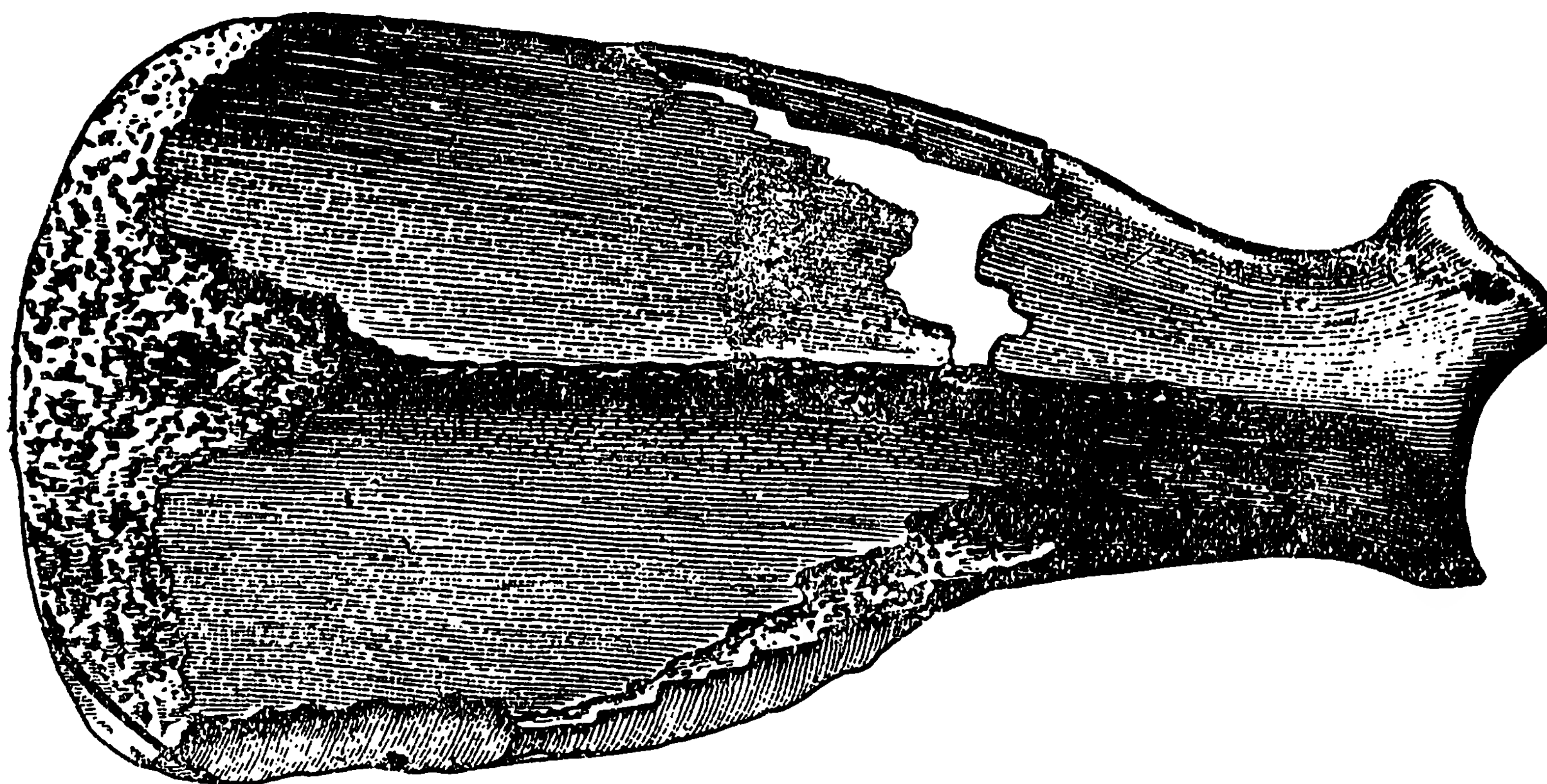
[Рис. 1. Лопатка *Palaeotherium medium*; справа — ее суставная поверхность]

обнаруживает уже достаточное количество признаков для того, чтобы сделать некоторые выводы.

Сравнение с лопатками различных палеотериев показывает, что наш образец сильно отличается от них, обнаруживая явную тенденцию к гиппоидному типу. Форма лопатки у всех непарнокопытных приближается к равнобедренному треугольнику, иногда слегка закругленному спереди, как у тапиров и *Palaeotherium medium* (O. F.,* тб. 113, 1.2 [здесь рис. 1]). Передний

* [Здесь и всюду в дальнейшем O. F. означает название работы Кювье: «Les recherches sur les ossements fossiles». *Ред.*]

отдел, или шейка, этого треугольника у лошади сильно вытянут; та же особенность заметна и на лопатке анхитерия, только у последнего передний и задний края этой шейки более закругленные и толстые, чем у лошади, у которой они почти режущие. Эта суженность шейки станет более очевидной, если мы сравним наш рис. 37 с лопаткой *Palaeotherium magnum* (O.F., тб. 130,



[Рис. 2. Лопатка *Palaeotherium magnum*; $^1/_2$ натуральной величины]

рис. 4 A [здесь рис. 2]). Spina scapulae анхитерия начинается дальше от гленоидального края, чем у палеотериев, и подымается почти перпендикулярно, образуя легкий изгиб наружу или назад. Этот изгиб spina scapulae очень характерен для всех непарнопалых (носороги, тапиры, даманы); присутствие его объясняется тем, что эта часть лопатки служит для прикрепления больших мускулов, поворачивающих плечо (m. cucularis);* у носорогов эта часть spina образует кзади еще один отросток, увеличивающий площадь прикрепления мышцы. С редукцией боковых движений этот признак начинает исчезать, и у лошади, у которой все боковые движения ко-

* Эта мышца у лошади незначительна, Meckel, III, стр. 468.

нечностей сведены к минимуму, spina scapulae теряет признаки непарнокопытных и делает шаг к жвачным: в передней части своей она отогнута внутрь. Каждый может установить этот факт на лопатке лошади.

Анхитерий, приближаясь к лошадям суженностью шейки лопатки и большим расстоянием между гленоидальным краем и началом spina scapulae, все еще напоминает, однако, тип непарнокопытных легкой отогнутостью spina наружу, что наблю-

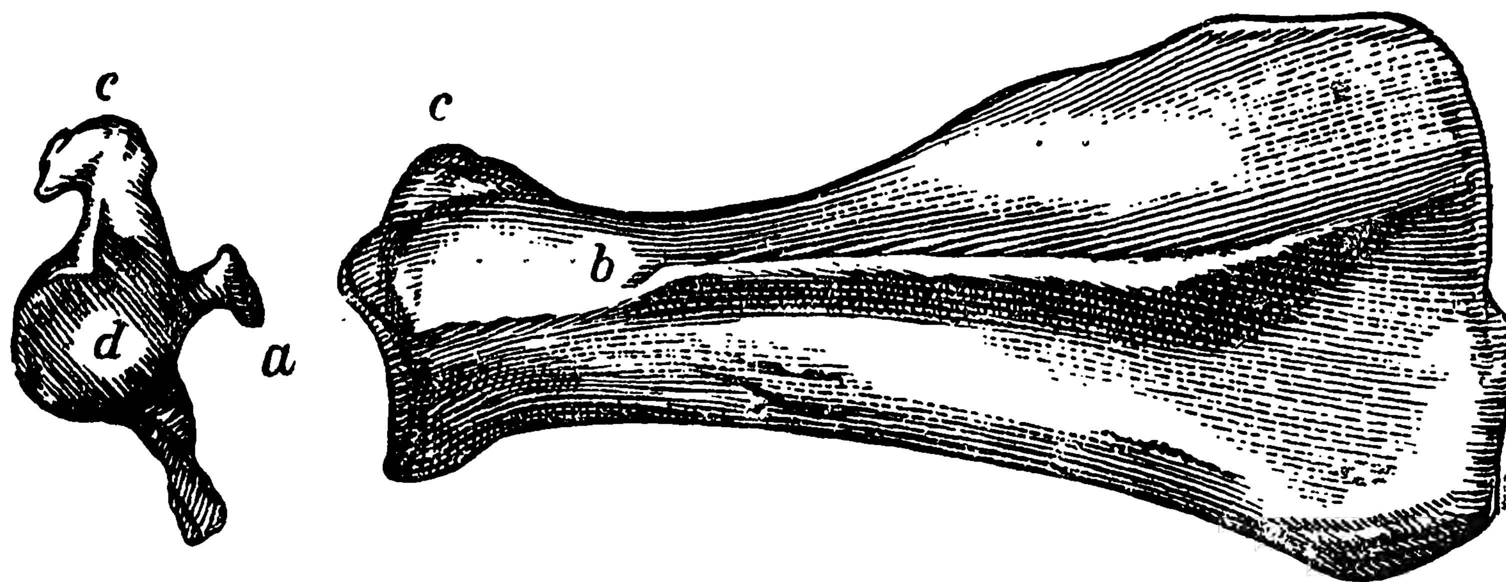


Рис. 3. Лопатка лошади; слева — ее суставная поверхность; *a* — spina scapulae; *b* — шейка лопатки; *c* — processus coracoideus; *d* — гленоидальная ямка

дается также и у палеотериев. В остальном на верхнем крае spina не заметны следы уплощения, резко выраженные у всех палеотериев и присутствующие очень редко на верхнем, недостающем на нашей лопатке, отделе spina scapulae лошадей. Этот верхний, слегка уплощенный отдел не сдвинут значительно назад, вопреки тому, что говорил Меккель (Bd. II 2.241) в противоположность Кювье; если эта отогнутость и заметна немного, то она уже является лишь незначительным следом признака, мощно развитого у других непарнокопытных.

Гленоидальная ямка более закруглена, чем у палеотериев, но менее закруглена, чем у лошадей (O. F., тб. 113, рис. 1 [здесь рис. 3]), представляя собой, таким образом, промежуточную форму. На ней заметна направленная внутрь и вниз

слабая бороздка, которая у палеотериев отсутствует, но у лошадей выражена очень резко, образуя синовиальную вырезку. Processus coracoideus (рис. 37pc) отогнут книзу и очень утолщен; он выступает — пропорционально — гораздо сильнее, чем у палеотериев; у лошадей и гиппарионов он достигает еще большей величины и образует, кроме того, острый клюв, выступающий с нижней поверхности отростка. В общем, все признаки существенно промежуточны. Ввиду того, что описываемая кость сломана, мы даем лишь некоторые промеры неповрежденного отдела:

Ширина шейки	—	34 мм
Поперечная ширина гленоидальной ямки	—	38 »
Высота гленоидальной ямки	—	32 »
Ширина нижнего отдела, включая коракоид,	—	60 »

HUMERUS

(рис. 35)

Плечевая кость анхитерия весьма замечательна прежде всего потому, что она представляет совмещение двух различных типов в одной кости. В то время, как ее нижний отдел совсем сходен с нижним отделом плечевой кости лошади, верхний конец в значительной степени отличается от нее своей формой, напоминающей жвачных и тапиров. Этот верхний конец имеет так мало сходства с лошадью и настолько напоминает жвачных, что вначале я относил все верхние части плечевой кости к крупному *Palaeomeryx Bojani*,[30] встречающемуся в Сансане совместно с анхитерием; но позже нахождение почти цельной плечевой кости с весьма гиппоидным нижним концом убедило меня в том, что верхние части, обнаруживающие так мало гиппоидных признаков, принадлежат, тем не менее, анхитерию. К сожалению, у нас нет возможности провести полное сравнение этой верхней части плечевой кости с соответствующей костью палеотериев. Все верхние головки плечевых костей палеотериев

из гипсовых отложений, хранящиеся в Париже и описанные Кювье, и все, чем располагает Британский Музей, не смогли доставить мне хотя бы одну головку, достаточно сохранившуюся для исследования ее формы; нижние концы представлены в большом количестве и отличаются хорошей сохранностью, но головки плечевых костей палеотериев совершенно отсутствуют или раздавлены до неузнаваемости *. Но так как эта верхняя головка плечевой кости анхитерия напоминает тапира (который вообще обнаруживает много общих с палеотериями признаков) и *Palaeotherium medium* имеет нижнюю головку humerus, приближающуюся к анхитерию, имеются все основания предполагать, что верхняя головка плечевой кости у палеотериев была похожа на таковую анхитерия.

По общему облику данная плечевая кость в верхней половине своей отличается от плечевой кости лошадей менее четырехугольными очертаниями и в нижней половине — большей изогнутостью; тем не менее, тело кости, как и во всех длинных костях, обнаруживает мало характерных особенностей, и лишь при рассмотрении суставных поверхностей мы находим отличия и аналогии с тапирами, *Palaeotherium* и лошадьми. Рассмотрение плечевой кости лошади сверху показывает нам, что она обнаруживает крайне характерную форму; табл. 60 (О. F.) дает о ней значительно более полное представление, чем чтение длинных описаний. Форму эту можно представить в виде бóльшей половины полукруга, усеченного спереди перпендикулярно к оси плечевой кости. На этой усеченной плоскости мы замечаем три основных бугорка, наружный из которых — tuberculum majus, внутренний — tuberculum minus.

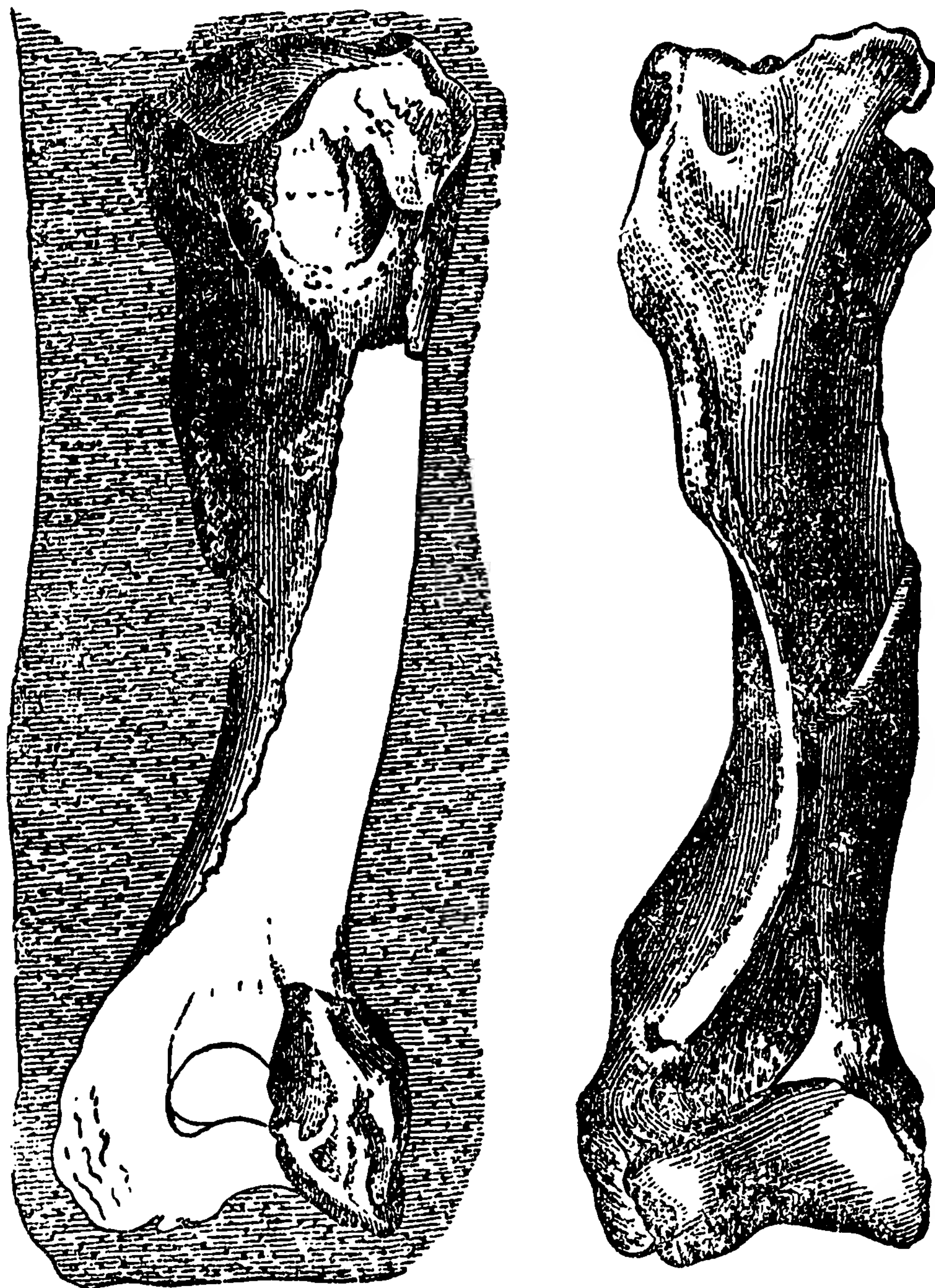
---

* Однако в Британском Музее я имел случай видеть цельную переднюю конечность одного индивидуума с полуострова Уайт,[31] в которой верхняя часть плечевой кости находилась в достаточно хорошей сохранности для того, чтобы можно было различить ее форму, обнаруживающую замечательное сходство с тапиром.

Если взглянем на соответствующую часть плечевой кости тапира, мы найдем те же бугры, и весьма вероятно, что у палеотериев эта кость имела такую же форму; но у лошади посредине передней усеченной плоскости имеется еще один бугор, который мы можем назвать бицепитальным бугром, так как вставляется он в ямку хрящевого блока m. biceps; у тапира нет никаких признаков этого бугра, так же как у палеотериев, что можно было установить по плечевой кости из Лондона. Возвращаясь к плечевой кости анхитерия, мы увидим, что она обнаруживает как раз промежуточную между этими двумя крайними типами форму; ее наружный бугор (рис. 35 *tmj.*) почти такой же величины, как у тапира; внутренний бугор (*tmn.*), который слегка раздавлен на нашем экземпляре, но присутствует на других, также похож на таковой тапира, однако в блоке для biceps у него заметно выделяется легкая округлая выпуклость (рис. 35), являющаяся первым зачатком того бицепитального бугра, который становится столь значительным у лошади. Рассматривая скелеты новорожденных лошадей, я нашел, что плечевая кость молодого жеребенка обнаруживает совершенно анхитериевую форму; в этом возрасте очень сильно развит наружный бугор, а столь характерная для лошади усеченность в передней части плечевой кости пока не заметна. Помимо этого, при внимательном рассмотрении плечевой кости лошади мы заметим, что бицепитальный блок расположен на значительно более высоком уровне, чем верхний отдел суставной головки; эта разница в уровнях между головкой кости и блоком двуглавого мускула способствует превращению плечевой кости лошади в мощный рычаг для животных, являющихся настоящими ходоками и бегунами; у тапиров, так же как и у палеотериев, наоборот, уровень суставной головки расположен выше блока, как это видно на плечевой кости *Palaeotherium magnum* (O. F., тб. 141, рис. 2 B [здесь рис. 4]), головка которой совершенно скрывает блок; у анхитерия мы замечаем уже некоторое возвы-

шение блока над уровнем суставной головки, что недостаточно ясно выражено на рис. 35, но хорошо заметно на кости в натуре.

Нижняя головка плечевой кости (35А) обнаруживает в высшей степени гиппоидную форму, но, чтобы строение ее стало нам более понятным, следует обязательно рассмотреть, так сказать, историю ее развития, беря за точку отправления самое древнее животное эволюционного ряда, палеотерия. К счастью, у нас имеются очень богатые материалы по нижней головке. Как точку отправления, как наиболее примитивную форму, я рассматриваю нижний конец плечевой кости *Palaeotherium magnum* (O. F., тб. 141, рис. 2 B [здесь рис. 4]), хорошо сохранившуюся к тому же, часть кости. В Британском Музее я видел большое количество нижних концов плечевых костей, происходящих из лигнитов Апта;[32] эта типическая форма представлена единым простым и крупным блоком, занимающим всю ширину плечевой кости; посредине имеется большая бороздка, откуда суставная поверхность подымается как наружу, так и внутрь; два конуса, усеченные у своих вершин и соединенные этими вер-



[Рис. 4. Плечевая кость *Palaeotherium magnum*]

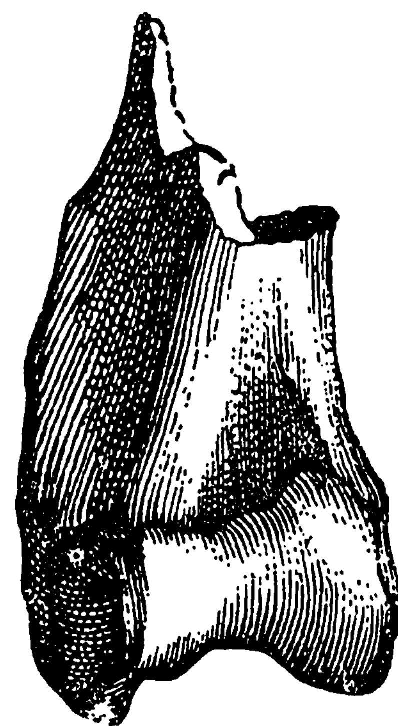
шинами в виде песочных часов, могут очень хорошо объяснить сказанное мною выше *. Наружный конус я назову наружным блоком, а внутренний — внутренним блоком; разделены они ямкой, которую я называю межблоковой ямкой. У *Palaeotherium medium*, который обнаруживает много гиппоидных признаков и которого можно рассматривать как исходную точку последовательных изменений, достигающих кульминации у современных лошадей, мы находим плечевую кость измененной в гиппоидном направлении. На наружном блоке заметно появление выступа, который полностью охватывает наружный полуконус или наружный блок. Я назову этот выступ *выступом наружного блока***. Мне очень неприятно вводить новые названия, но при подробном анализе плечевой кости они могут оказать нам услугу, способствуя более ясному изложению моей мысли о появлении последовательных изменений. При первом своем появлении выступ этот выражен недостаточно отчетливо, чем и объясняются следующие слова Кювье, сказанные им при описании плечевой кости *Palaeotherium medium* (O. F., тб. V, стр. 331): «внутренний отдел имеет форму части конуса, а наружный — равномерно выпуклый»; тщательное исследование оригиналов Кювье, хранящихся в Галерее палеонтологии Ботанического сада, убедило меня в том, что описание мое правильно. Этот выступ становится более резким у анхитерия и сильно развит у лошади. Причина очевидна: с редукцией обеих костей предплечья движения пронации и супинации, еще совершаемые животным с отдельными костями предплечья,

* Подобную же форму имеет нижняя головка плечевой кости у носорога и у дамана.

** В серии копытных этот межблоковый выступ обнаруживает весьма важные признаки; в особенности, как пример того, что два существенно отличающихся друг от друга в точке отправления остеологических тела в двух различных сериях животных, следующих друг за другом во времени, могут притти к одной и той же форме, если общая тенденция развития этих двух серий одинакова.

становились невозможными; напротив, нужно было иметь прочное сочленение, предназначенное исключительно для движения взад и вперед, в плоскости, параллельной оси тела, и эта прочность сочленения обеспечивается выступом наружного блока, вставляющимся в соответствующую бороздку radius, который отныне должен будет один нести всю тяжесть тела.

Подвергается изменению также положение нижней суставной головки по отношению к продольной оси плечевой кости; у *Palaeotherium magnum* (О. F., тб. 141 [здесь рис. 4]), нижняя головка сильно скошена, у *Palaeotherium medium* (О. F., тб. 130, рис. 5 B [здесь рис. 5]) менее скошена, у анхитерия (рис. 35 А) она принимает почти полностью гиппоидное положение, т. е. поперечное по отношению к оси плечевой кости, что придает ей форму, наиболее благоприятную для движений в вертикальной плоскости, производимых лучевой лошади (О. F., тб. 60, рис. 3 [здесь рис. 6]). Цельной плечевой кости в коллекции нет, но так как все кости взрослого анхитерия обнаруживают большое постоянство в размерах, можно с легкостью реконструировать плечевую кость с двумя концами, как это показано на рис. 35.



[Рис. 5. Плечевая кость *Palaeotherium medium*; $^1/_2$ натуральной величины]

Длина, повидимому,	230 мм
Поперечная ширина верхней головки	63 »
Ширина в передне-заднем направлении, от «бицепитального» выступа до заднего конца головки	75 »
Ширина нижней головки, измеренная по суставной поверхности,	49 »

Исследуя два эволюционных ряда, парнопалых и непарнопалых, следующих друг за другом во времени от эоценовой

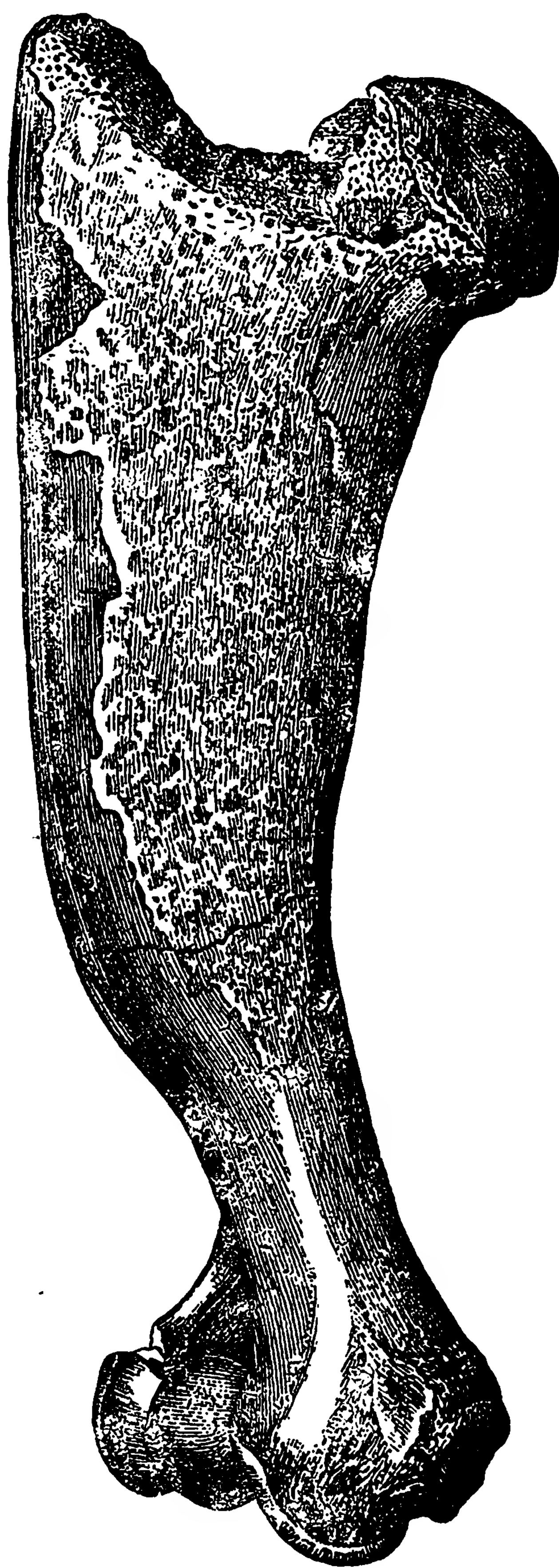
эпохи до наших дней, в отношении плечевой кости мы увидим, как строение этой кости (нижнего конца), столь существенно отличающееся в обеих сериях вначале, посредством ряда изменений, которые приспособляют ее к одной и той же цели, приходит к совершенно сходной форме. Крайними членами серии непарнопалых, или *Perissodactyla*, я считаю: палеотериев — в начале серии и лошадей — в конце, а в серии парнопалых: аноплотериев[33] — в начале и современных жвачных — в конце. Однако следует отметить, что ряд парнопалых, так сказать, раздваивается, т. е. состоит из двух ветвей: одной, кульминирующей жвачными, и другой, начало которой недостаточно выяснено, но которая охватывает в своем развитии херопотамов,[34] суид[35] и энтелодонтов;[36] эта ветвь своей кульминации достигает в современных свиньях. Мы уже говорили выше об изменениях нижнего конца плечевой кости в серии *Perissodactyla*; точкой отправления является очень простая, в виде горизонтально расположенных песочных часов, форма у палеотериев; постепенное развитие валика на наружном блоке обусловливает переход от этой простой формы к форме, представленной у лошадей и современных тапиров, у которых на наружном блоке,



[Рис. 6. Плечевая кость лошади: слева — передняя сторона кости; справа — задняя сторона]

[*a* — tuberculum majus; *b* — tuberculum minus; *c* — tuberculum intermedium; *l* — tuberositas deltoiddea]

или наружном конусе, имеется острый выступ, вставляющийся в соответствующую бороздку radius. Как точку отправления для серии парнопалых мы рассматриваем совершенно иную форму нижнего конца плечевой кости аноплотерия. Рис. 7, тб. 140, O. F. [здесь рис. 7] может дать полное представление об этом нижнем конце; / мы приводим дословно описание, данное Кювье (т. V, стр. 336): «Его радиальный блок имеет две выемки и, соответственно, три выступа для выемок лучевой кости. Средний из них закруглен в виде части сфероида и шире двух других, которые представляют собой лишь доли конусов, соответствующих наклонным плоскостям [головки] лучевой кости. Внутренний край спускается очень низко». Чтобы придерживаться нашего простого сравнения, добавлю, что можно получить представление об этой форме, если в ямке песочных часов, в месте, где соприкасаются друг с другом два усеченных конуса, предположить наличие большой выпуклости, делающей полный оборот вокруг песочных часов (выпуклость эта заметна на рис. 7, тб. 140, O. F. [здесь рис. 7]). Дихобуниды,[37] а также кайнотерии [38] сохранили эту аноплотериевую форму в совершенно чистом виде. *Hyaemoschus*,[39] ныне живущие и ископаемые (*H. crassus* и *H. aquaticus*), делают



[Рис. 7. Плечевая кость аноплотерия]

большой шаг в сторону жвачных; у них эта выпуклость плечевой кости становится гораздо у́же, и, вместо того чтобы занимать середину нижнего конца плечевой кости, она переходит на наружную половину суставной поверхности; внутренний край не спускается вниз, напоминая тем самым современных оленей. Наконец, у настоящих жвачных, начиная от миоценовых *Dicrocerus*,[40] срединная выпуклость аноплотерия утоняется еще сильнее и принимает форму почти острого выступа, расположенного на наружной половине нижнего конца плечевой кости; этот выступ прочно вставляется в соответствующую бороздку лучевой кости. По ветви нежвачных парнокопытных наши материалы, к сожалению, весьма неполны; нам неизвестны плечевые кости ни херопотама, ни антракотерия.[41] Однако в Британском Музее имеется плечевая кость *Bothriodon** (*Hyopotamus vectianus* Ow.),[42] которая может нам дать некоторые сведения по этому вопросу. Нижний конец этой плечевой кости обнаруживает вполне аноплотериевую форму с тем же выступанием ниже внутреннего края, хотя выраженным менее ясно, чем у аноплотериев. В качестве следующего этапа я рассматриваю нижний конец плечевой кости *Choerotherium* (Lt.)[44] из Сансана (*Choeromorus*);[45] так как этот небольшой представитель Suida снабжен еще гладкими спереди костями пясти и плюсны (как я покажу это позже, при описании костей пясти анхитерия), лишенными суставного выступа для фаланг, то не может быть сомнения в том, что форма эта в значительно большей степени приближается к херопотамам и антракотериям, чем настоящие свиньи, как *Palaeochoerus*,[46] который уже обнаруживает этот суставной выступ для фаланг. Тот достаточно поврежденный образец с концом плечевой кости херотерия, с которым я имел возможность ознакомиться

---

* Ботриодонты, или гиопотамы,[43] являются нежвачными парнопалыми, приближающимися по ряду признаков к антракотериям, так же как и к херопотамам.

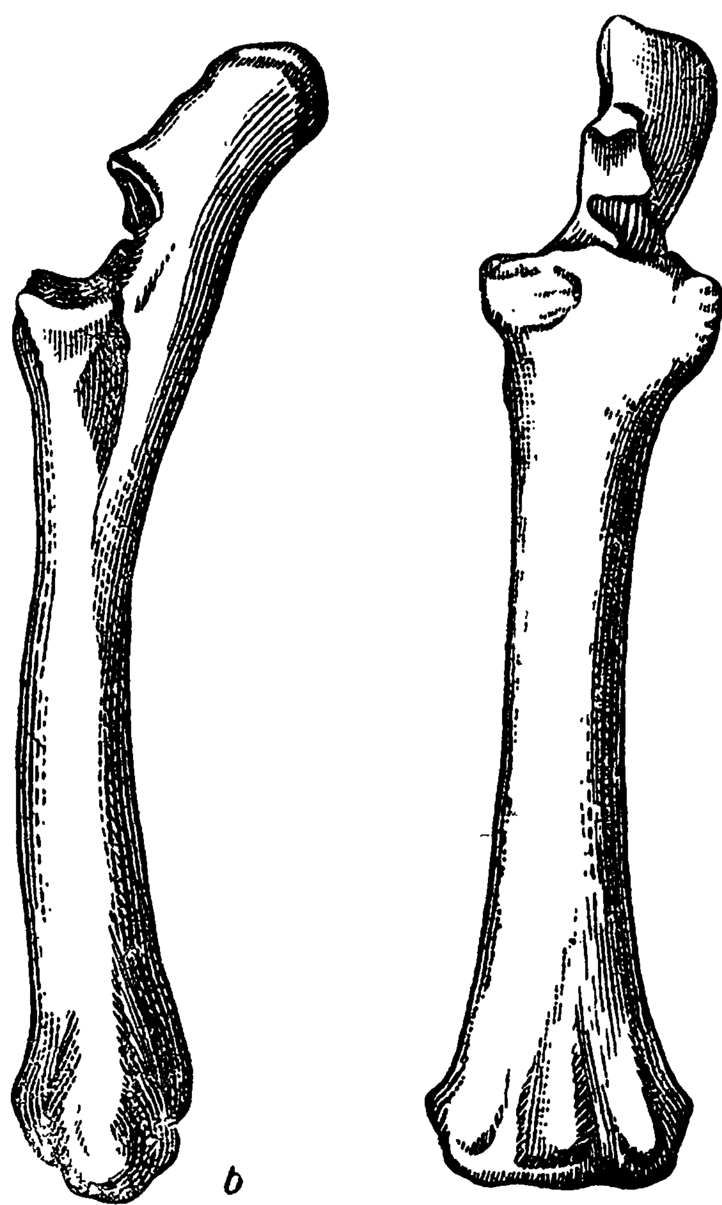
в Лаборатории Сравнительной Анатомии, представляет подлинный переход от плечевой кости гиопотамов (и от плечевой кости антракотериев и херопотамов?) к плечевой кости свиньи. Заметна все еще большая выпуклость, напоминающая характерную выпуклость аноплотериев и гиопотама; однако она немного уступает последней в ширине и чуть продвинута в сторону наружной половины нижнего конца плечевой кости; внутренний край пока еще довольно острый и продолжается книзу, напоминая тем самым аноплотериев и гиопотамов. У *Palaeochoerus* уже имеется плечевая кость настоящей свиньи: центральная выпуклость стала значительно более узкой, почти острой; можно ее назвать валиком; расположена она уже не посредине, а на наружной половине нижнего конца; выступ этот вставляется в глубокую бороздку лучевой кости. Трудно найти лучший пример сходных изменений в сериях животных, существенно отличающихся друг от друга; изменения эти отнюдь не гомологичны, а лишь аналогичны друг другу. В трех ветвях, или эволюционных рядах, кратко рассмотренных нами (непарнокопытные: палеотерий — лошадь; жвачные парнокопытные: аноплотерий — современные жвачные; нежвачные парнокопытные: херопотамиды — свиньи), мы прослеживаем постепенную редукцию скелета, выражающуюся в исчезновении пальцев или сращении костей, разделенных в типической форме, и, как следствие этой редукции, изменение нижнего конца плечевой кости, которая, приспособляясь к одной и той же цели — прочное сочленение без пронации,— приходит к тождественной форме, несмотря на то, что точки отправления являются крайне различными.

Мы можем легко проверить этот факт, внимательно рассматривая радиальный блок плечевой кости у лошади, тапира, жвачного и свиньи: мы увидим, что форма эта, при всех различиях в относительных размерах, в своих существенных признаках оказывается совершенно одной и той же.

ЛУЧЕВАЯ КОСТЬ

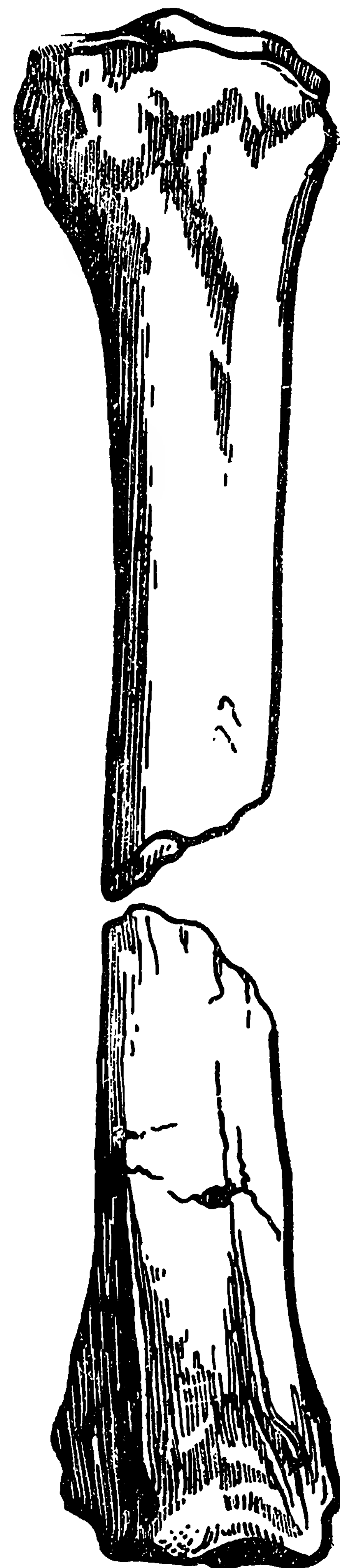
(рис. 47, т. I)

Эта кость у анхитерия имеет большое значение, так как, в связи с редукцией локтевой кости, вся тяжесть тела ложится на radius, который, вследствие этого, должен стать соответственно гораздо более широким и мощным, чем у палеотериев, у которых тяжесть эта передавалась обеим вполне развитым костям предплечья. По общему облику лучевая кость заметно отличается от таковой у палеотериев и значительно приближается к лучевой кости лошадей; она менее согнута и на всем своем протяжении имеет гораздо более постоянную ширину, чем у палеотериев; в то же время она уплощена в передне-заднем направлении, как это видно по измерениям, даваемым Кювье для *Palaeotherium latum* и *P. crassum*; у обоих поперечная ширина лучевой кости приблизительно равна ширине в передне-заднем направлении (глубине) (O. F., V, стр. 310), т. е. radius почти круглый, тогда как у анхитерия поперечная ширина этой кости составляет 30 мм, а ширина в передне-заднем направлении достигает лишь 19 мм; это уплощение еще более значительно у лошади. Передняя поверхность лучевой кости по своему облику отличается от этой же поверхности лучевой кости лошадей, особенно в нижней своей



[Рис. 8. Лучевая кость лошади]
[*a* — вид спереди; *b* — вид сбоку]

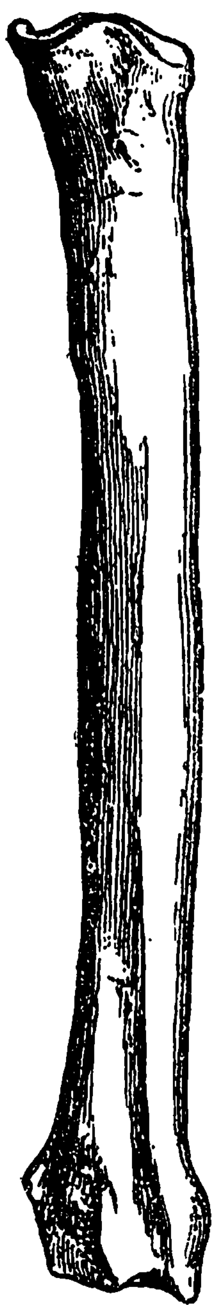
части. У анхитерия она имеет более однообразное строение и не обнаруживает того поперечного расширения обоих концов, которое заметно на лучевой кости лошади. Это различие в форме, длинные описания которого дали бы нам лишь неполное представление о нем, резко бросается в глаза, если сравнить хорошие изображения обеих костей, например O. F., тб. 60, рис. 8 [здесь рис. 8] — для лошади, и Ost., * тб. VII [здесь рис. 9] — для анхитерия, где прекрасно изображена лучевая кость. На последнем рисунке мы увидим ту характерную уплощенность, которую представляет передне-нижняя поверхность лучевой кости анхитерия; очень близкую форму обнаруживают жвачные, существующие и ископаемые, в особенности *Palaeomeryx Bojani* из Сансана. Лучевая кость *Palaeotherium medium* (Ost., тб. III [здесь рис. 10]) своей уплощенностью, одинаковой вдоль всей этой кости шириной и строением нижнего отдела обнаруживает большое сходство с лучевой костью анхитерия. Верхняя суставная поверхность лучевой кости анхитерия, соответственно суставной поверхности плечевой кости, значительно отдаляется от строения палеотериев и принимает совершенно гиппоидную форму. Верхняя суставная поверхность лучевой кости у палеотериев несет два углубления, разделенных срединным выступом (Ost., тб. III [здесь рис.



[Рис. 9. Radius анхитерия]

* [Здесь и всюду в дальнейшем Ost. означает название работы Блэнвилля: «Ostéographie paléontologique». *Ред.*]

11], O. F., V, 306); этот выступ вставляется в выемку, или ямку, разделяющую два полуконуса плечевой кости; даже у *Palaeotherium medium,* у которого имеется на наружном блоке плечевой кости выступ, суставная поверхность лучевой кости остается типично палеотериевой и не обнаруживает соответствующей бороздки для принятия этого выступа (O. F., тб. 139, рис. 4 [здесь рис. 12]), что проверено мною на оригиналах Ботанического Сада. У анхитерия верхнюю суставную поверхность лучевой кости мы находим уже измененной; она пока еще разделена на две выемки бугром (который назову я *межблоковым бугром,* так как вставляется он в ямку плечевой кости, разделяющую два блока), но наружная из этих выемок углублена, во внутренней своей части, большой бороздкой для принятия выступа наружного блока (рис. 35 st) плечевой кости. Все эти соображения, кажущиеся сложными при изложении, становятся совершенно понятными при рассмотрении лучевой кости в натуре. Единственная разница заключается в том, что эта бороздка для принятия выступа наружного блока плечевой кости у лошади еще более глубока, чем у анхитерия.

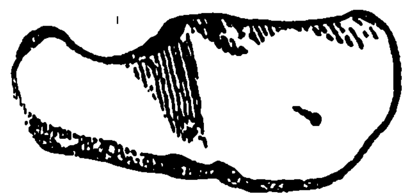


[Рис. 10. Radius *Palaeotherium medium*]

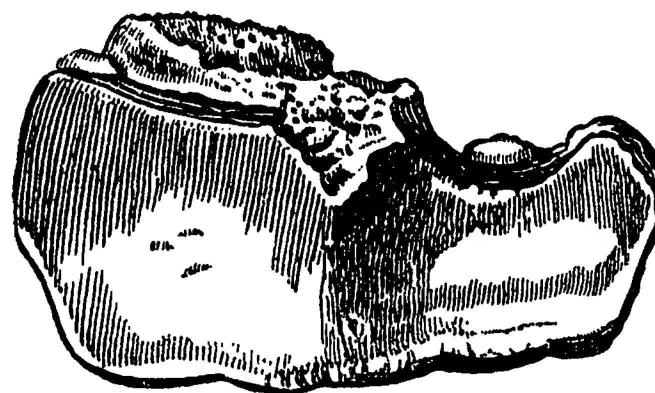
Отметим, кроме того, что у анхитерия уже нет той выступающей губы, которая у палеотериев ограничивает верхнюю суставную поверхность лучевой кости с наружной стороны (O. F., тб. 199, рис. 2 [здесь рис. 13], тб. 112, рис. 18 [здесь рис. 14]), а наружный край кости вместо того, чтобы падать от этой губы наклонно, снаружи внутрь, образует большой выступ, который присутствует также на наружном и верхнем крае лучевой кости у лошадей.

Нижняя, или запястная, суставная поверхность (рис. 47, внизу) полностью отличается от палеотериев и обнаруживает

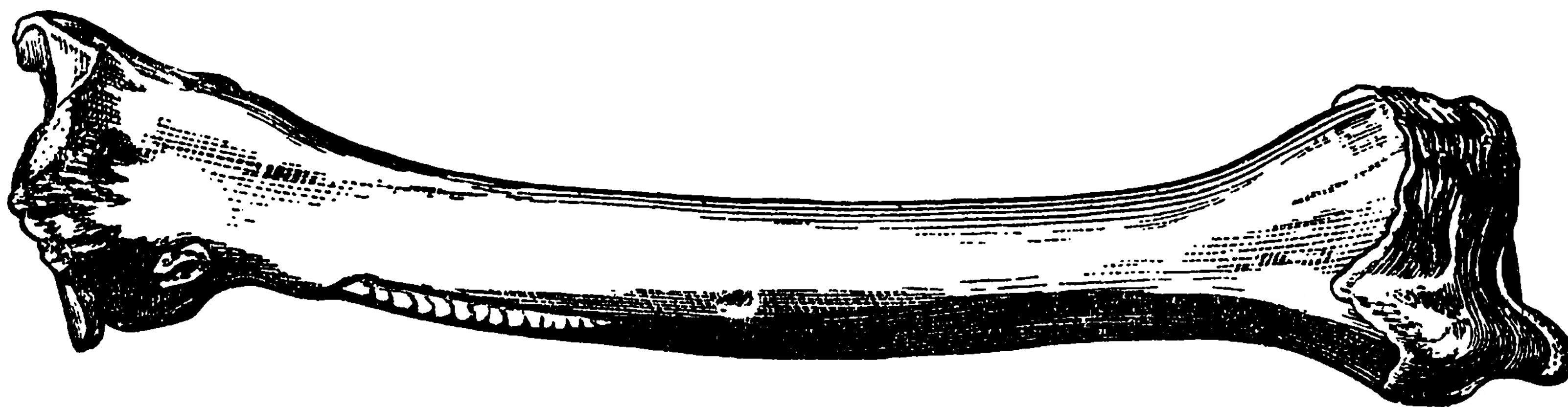
столъ резко гиппоидную форму, что нижний конец лучевой кости анхитерия, в случае нахождения его ископаемых остатков отдельно от скелета, был бы несомненно отнесен к ослу. Так как эта запястная поверхность лучевой кости чрезвычайно характерна для лошадиных, то тот факт, что анхитерий обнаруживает



[Рис. 11. Верхняя суставная поверхность radius *Palaeotherium crassum*]

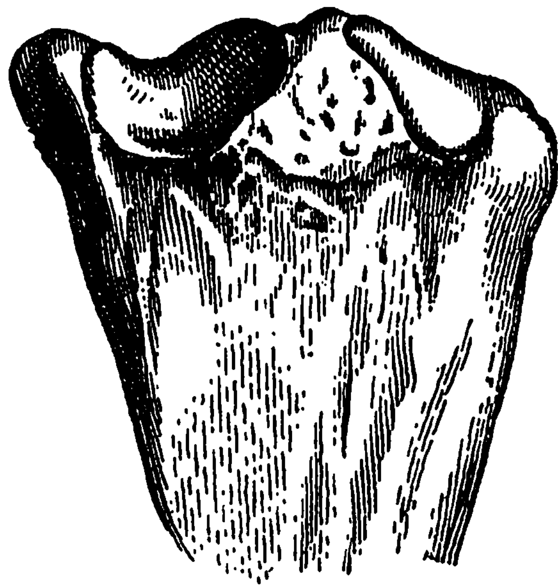


[Рис. 12. Верхняя суставная поверхность лучевой кости *Palaeotherium medium*]

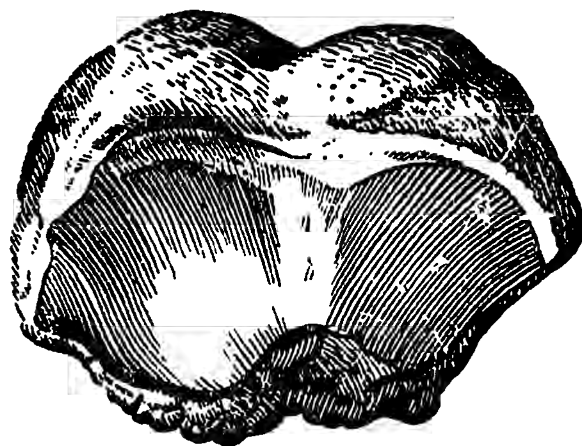


[Рис. 13. Лучевая кость *Palaeotherium medium*]

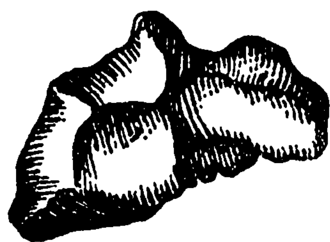
такое же строение ее, говорит в пользу его прямого родства с лошадьми. Тут было большое затруднение в переходе от палеотериев к лошадям, и я рассматриваю это изменение как одно из наиболее важных и наиболее красноречивых изменений в скелете анхитерия. Запястная поверхность лучевой кости палеотериев похожа немного на таковую тапира, но она все же еще заметно отличается от нее; на ней имеются две овальные ямки для двух внутренних костей запястья; эта двойная



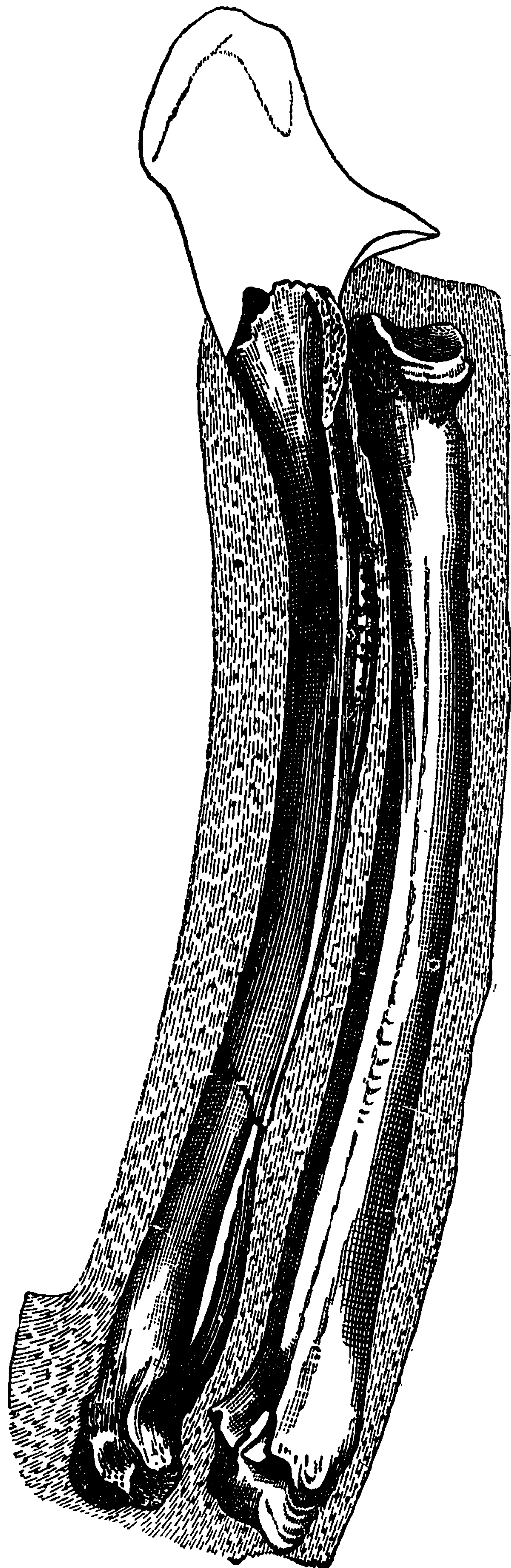
[Рис. 14. Задняя сторона верхнего конца лучевой кости *Palaeotheriu*ı *medium*]



[Рис. 16. Запястная сторона лучевой кости *Palaeotherium medium*]



[Рис. 17. Запястная сторона лучевой кости лошади]



[Рис. 15. Radius и ulna *Palaeotherium medium*

ямка спереди ограничена выступающей губой, а изнутри большим стилоидным отростком; снаружи край косо срезан и образует суставную поверхность для локтевой кости, которая тут прилегает к лучевой (О. F., тб. 139, рис. 2, 3, 5 [здесь рис. 13, 15, 16]). К сожалению, рисунок не дает полного представления о кости в натуре; чтобы понять все отличие этой запястной поверхности лучевой кости *Palaeotherium* от таковой у лошадей, нужно сравнить ее с той же запястной поверхностью лошади (рис. 10, тб. 60, О. F. [здесь рис. 17]), принимая во внимание то, что наружная закругленность этой поверхности вызвана недостающей на рис. 5, тб. 139 [здесь рис. 16] локтевой костью, сросшейся у лошади с лучевой костью.

Касаясь этой запястной поверхности лучевой кости анхитерия, я бы не хотел вдаваться в детали описания; один взгляд, брошенный на radius лошади, сделает картину более ясной, чем длинные описания. Эта поверхность (рис. 47) сочленяется с двумя внутренними костями запястья — scaphoideum и lunatum. Суставные поверхности лучевой кости для этих костей разделены косым гребнем. Фасетка для scaphoideum (рис. 47 sc) начинается поперечной вогнутостью, занимающей половину передне-задней толщины radius; затем, на второй половине толщины, суставная поверхность подымается в виде полуцилиндра, загибающегося на заднюю поверхность лучевой кости. Два края этого цилиндра параллельны друг другу. Фасетка для lunatum (рис. 47 ln) также начинается спереди вогнутостью (подобно таковой соседней фасетки), которая в задней части поверхности подымается в виде поперечного выступа, очень похожего на полуцилиндр фасетки для scaphoideum; но только она не идет далеко назад, а заканчивается против наружного конца полуцилиндра для scaphoideum; этот конец, так свободно выдающийся назад, соприкасается с lunatum; фасетка для lunatum снаружи ограничена косой бороздкой, которая отделяет ее от нижнего конца локтевой кости, прилегающей к наружному краю фасетки для lunatum.

лучевой кости. Мы можем одновременно рассматривать суставную поверхность локтевой кости (рис. 47 р.), сочленяющуюся с наружной костью запястья, или pyramidale; она очень похожа на ту же суставную поверхность лошади, только немного менее овальна, а наружный край ее имеет скорее форму полумесяца, что сближает ее с *Palaeotherium medium* (O. F., V, стр. 322, тб. 112, рис. 19 [здесь рис. 18].). У анхитерия эта нижняя часть локтевой кости уже сращена, хотя не особенно прочно, с лучевой костью.

На передне-нижней и внутренней поверхностях лучевой кости мы замечаем легкое отличие от лошади: шероховатость для мускулов biceps и brachialis internus расположена не на передней поверхности, как у лошади, а немного внутрь; это как бы некоторый этап на пути перехода brachialis internus от его типичного места прикрепления на lunatum — к лучевой кости.



[Рис. 18. Фасетка локтевой кости для pyramidale *Palaeotherium crassum*]

Задняя поверхность лучевой кости сверху несет единственную длинную фасетку, которая покрывает весь верхне-задний край кости; эта длинная фасетка предназначена для сочленения с локтевой костью, заменяя две разделенные фасетки, имеющиеся у палеотериев (O. F., тб. 112, рис. 18 [здесь рис. 14]). Под этой фасеткой поверхность кости весьма шероховата; затем, на расстоянии 50 мм от верхнего края, она вновь становится гладкой, но непосредственно под этой гладкой частью, на наружной половине задней поверхности, начинается вогнутость или очень длинный отпечаток, к которому прилаживается локтевая кость, не сливаясь, однако, с лучевой костью. Эта продолговатая и шероховатая ямка книзу становится более узкой и в нижней половине лучевой кости переходит на ее наружный край, образуя наружную crista, к которой примыкает, уже значительно утоненная в этом месте, локтевая кость; на расстоянии 40 мм от нижнего конца последняя

довольно слабо срастается с лучевой костью; локтевая всегда поломана на образцах ископаемых. На запястной суставной поверхности, как это изображено на нашем рисунке 47, всегда видна линия, разграничивающая обе эти кости.

РАЗМЕРЫ

Длина лучевой кости	250 мм
Поперечная ширина фасетки для плечевой кости . .	50 »
Ширина между нижними буграми	60 »
Ширина посредине	30 »
Передне-задняя толщина в середине	19 »
Передне-задняя глубина фасетки для плечевой кости	25 »
Ширина задней фасетки для локтевой кости	40 »

ЛОКТЕВАЯ КОСТЬ

Цельная локтевая кость, к сожалению, отсутствует; самый большой кусок кости, имеющийся в Музее, составляет немного больше верхней трети; эта часть так хорошо подгоняется к лучевой кости, изображенной на рис. 47, что можно было бы подумать, что она принадлежит той же самой особи; кости анхитерия вообще отличаются чрезвычайным постоянством размеров (за исключением нескольких молодых индивидуумов) и очень хорошо прилаживаются друг к другу. Олекранон сильно сплющен и отсутствием внутренней отогнутости, характерной для лошадей, напоминает, в общих чертах, соответствующую кость палеотериев; но, с другой стороны, у локтевой кости много общего с локтевой гиппарионов и современных лошадей, что особенно выражается в значительной редукции. Сигмоидная фасетка уже не непрерывна, как у палеотериев (O. F., тб. 112, рис 17 [здесь рис. 19]), а несет на наружном крае глубокую бороздку, что заметно также у лошадей (O. F., тб. 60, рис. 8 [здесь рис. 8]). Соответственно непрерывной верхней ульнарной суставной поверхности лучевой кости, локтевая кость также несет сплошную, а не прерванную по-

средине, как у *Palaeotherium* (O. F., тб. 112, рис. 17 [здесь рис. 19]), фасетку; наружная часть этой суставной поверхности значительно шире внутренней Наибольшую поперечную ширину локтевая кость имеет в области радиальных фасеток. Рассматривая все члены палеотеро-гиппоидной серии, мы видим постепенную редукцию локтевой кости сравнительно с лучевой костью. У *Palaeotherium medium* ширина верхней головки лучевой кости равна ширине локтевой кости в области радиальных суставных поверхностей (O. F., V, стр. 308, 323); у лошади ширина локтевой кости в том же месте равна почти половине лучевой кости, как это видно из следующих промеров:

	Palaeotherium medium	Анхитерий	Гиппарион	Осел	Лошадь
Поперечная ширина лучевой кости наверху	30 мм	50 мм	56 мм	52 мм	92 мм
Поперечная ширина локтевой кости в области радиальных фасеток	30 мм	45 мм	45 мм	32 мм	54 мм

Радиально-ульнарная аркада весьма значительна, почти такая же, как у тапира. Продолжаясь книзу, под аркадой, локтевая кость значительно утоняется и образует вздутие, примыкающее к задней шероховатой поверхности лучевой кости; в нижней трети своей локтевая кость снова выходит на наружный край лучевой кости и остается в этом положении до запястного сочленения. На наружной поверхности локтевой кости заметен сильно развитый гребень, напоминающий гомологичное образование локтевой кости тапира.

На протяжении нижних 40 мм соседства с лучевой костью локтевая кость срасталась с нею, хотя довольно слабо, что можно заключить по тому факту, что из тридцати нижних концов radius, которые я имел возможность видеть, лишь один

сохранил сросшийся ульнарный конец; во всех других случаях radius лишен своей ulna, несмотря на то, что по шероховатой поверхности наружного края можно заключить, что нижний конец локтевой кости был сращен с radius.

Встречаются уже палеотерии, у которых предплечье сильно редуцировано, представляя почти такое же полное сращение обеих костей, как у лошадей. Так, в Париже в Лаборатории Сравнительной Анатомии имеется один верхний конец radius и ulna, соединенных и прочно сращенных друг с другом. Этот обломок происходит из Грава[47] и мог принадлежать палеотерию или палоплотерию, остатки которых известны в большом количестве из этой местности. Я имел также возможность видеть в Британском Музее один верхний конец ulna и radius *Paloplotherium minus* из гипсовых отложений Монмартра; лучевая кость сохранилась на длину в 150 мм, локтевая — в 115 мм; обе эти кости на расстоянии 27 мм от верхней суставной поверхности лучевой кости полностью сращены. Прочих измерений, помимо ширины ulna в области радиальных фасеток, я не даю, — они теряют всякое значение, так как кость поломана в верхнем и нижнем своих отделах.



[Рис. 19. Локтевая кость *Palaeotherium crassum*]

Чтобы покончить с большими костями конечностей, прежде чем перейти к костям запястья и предплюсны, которые имеют очень важное значение и потребуют более детального исследования, я опишу кости задних конечностей.

От таза (рис. 49) у нас имеется лишь правая суставная ямка для бедренной кости (acetabulum) (на рисунке она кажется левой); эта часть таза очень похожа на таковую лошади, только

бороздка для круглой связки не так широка; наверху, на crista седалищной кости, которая у анхитерия имеет более округлые очертания и бо́льшую толщину, чем у лошадей, заметна глубокая бороздка для сухожилия obturator internus; я не видел этой бороздки ни у лошадей, ни у палеотерия, ни у тапиров; у жвачных эта crista очень острая. Pubis кажется более прямым по отношению к acetabulum (рис. 49).

РАЗМЕРЫ ВЕРТЛУЖНОЙ ВПАДИНЫ:

В продольном направлении	47 мм
Поперечная ширина	42 »

БЕДРЕННАЯ КОСТЬ

(Ost., тб. VII [здесь рис. 20])

Бедренная кость анхитерия, при сравнении с той же костью *Palaeotherium*, представляет некоторые резкие отличия, которые направлены в ту же сторону, как и все прочие, то-есть к лошади. У меня не было ни одной достаточно цельной бедренной кости, но я имел большое количество более или менее крупных обломков; очень хорошо изображена она на тб. VII, Ost. [здесь рис. 20].

Прежде всего наверху мы видим, что суставная головка менее округла, чем у тапиров и палеотериев, и похожа скорее на более овальную головку бедренной кости лошади; эта головка широко сидит на бедренной кости и связана с наружной частью кости посредством шейки, более короткой и толстой, чем у палеотериев и тапиров; в то же время она утратила collum femoris, или шейку, которая еще заметна у палеотериев и тапиров. Присутствие такой шейки с круглой суставной головкой дает, конечно, больше свободы для вращательных движений, которые сильно редуцированы у лошадей; вследствие этого у последних головка бедренной кости менее округла, широко посажена с наружной стороны верхнего конца бедренной кости и не обнаруживает ни малейшего следа collum femoris.

По местоположению большого трохантера относительно головки бедренной кости анхитерий отличается от палеотериев и приближается к лошади. Так как большой трохантер служит для прикрепления основного абдуктора бедренной кости (glutaeus medius), то чем больше приближается он к вертлужной впадине, тем больше ограничивается движение ее исключительно вертикальной плоскостью; и действительно, мы видим, что большой трохантер, расположенный у палеотериев и тапиров на наружном крае бедренной кости, приближается к головке femur, меняя наружное положение свое на заднее и почти срединное между головкой бедренной кости и наружным трохантером (mittlerer Umdreher немецких ветеринаров;



[Рис. 20. Femur анхитерия]

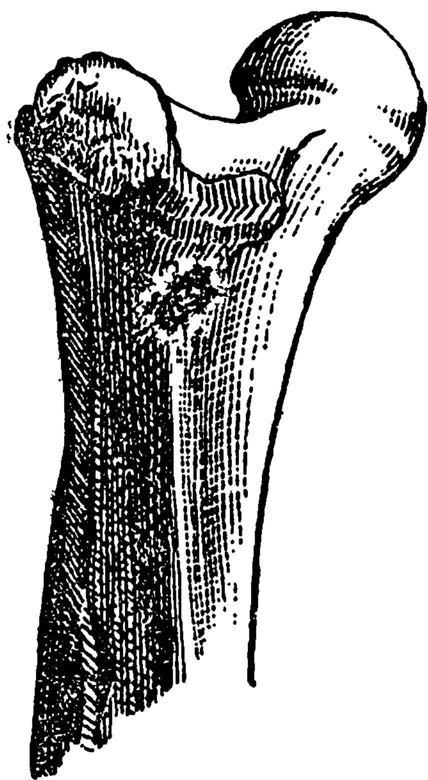
Frank I, стр. 252, где положение большого трохантера указано точно). Вследствие этого перехода большого трохантера на заднюю сторону бедренной кости у лошадей, он раздваивается и образует наружный трохантер, отделенный от большого трохантера глубокой вырезкой; у тапира и палеотериев весь наруж-

ный и верхний край бедренной кости закруглен, большой трохантер расположен почти на наружном крае, и не видно ясно выраженной границы между большим трохантером и наружным трохантером. Чтобы лучше выразить это постепенное приближение большого трохантера к суставной головке бедренной кости, я измерил поперечную ширину бедренной кости наверху и расстояние, которое отделяет большой трохантер от внутреннего края кости у *Palaeotherium crassum*, тапира, анхитерия и лошади. Мы находим:

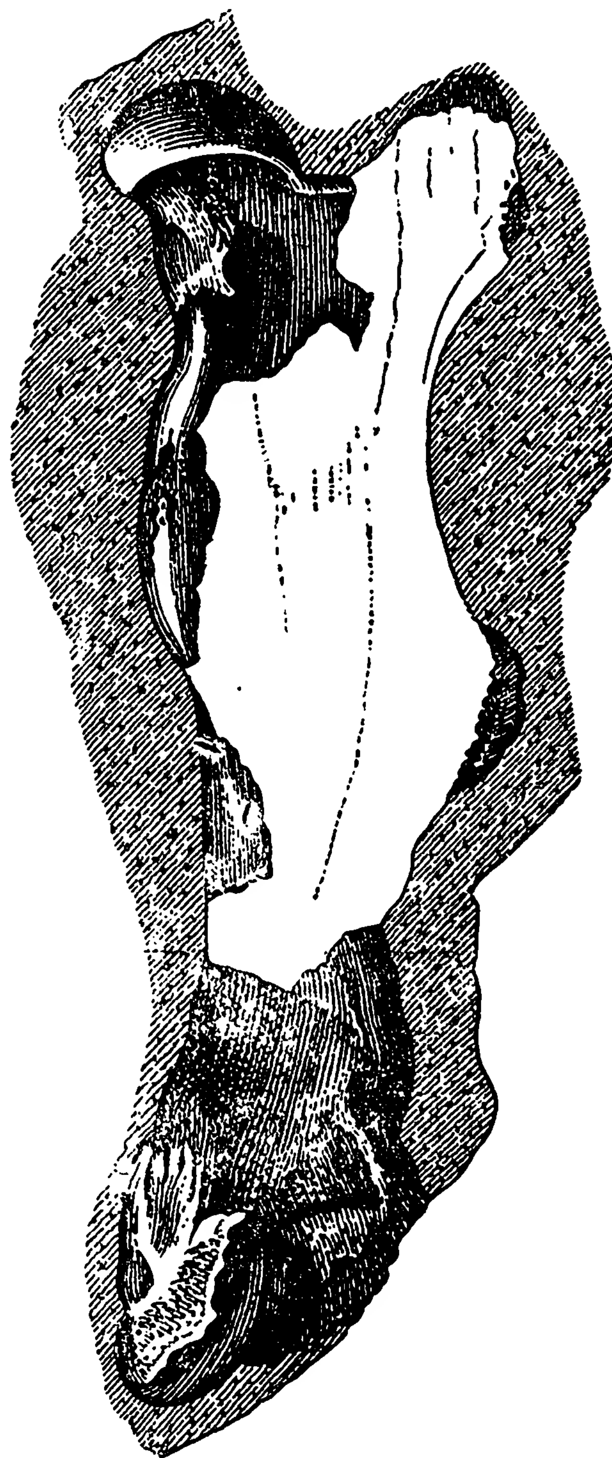
	Equus caballus	Анхитерий	*Palaeoth. crassum*	Тапир
Поперечная ширина бедренной кости от внутреннего края верхней головки до наружного края кости	145 мм	85 мм	80 мм	84 мм
Расстояние, на которое отстоит большой трохантер от внутреннего края верхней головки бедренной кости	84 мм	54 мм	58 мм	62 мм
	100 : 57	100 : 64	100 : 73	100 : 74

Так как абсолютные числа не дают ясного понятия об относительном расстоянии у представителей разных родов, я вычислил соотношения, принимая ширину каждой бедренной кости за 100; так, мы приходим к выводу, что на 100 мм ширины бедренной кости у *Palaeotherium crassum* большой трохантер отстоит от внутреннего края верхней головки на 73 мм, у анхитерия — на 64 мм и у лошади — на 57 мм; в этом переходе большого трохантера от наружного края кости к середине заднего края анхитерий занимает как раз промежуточное положение.

У анхитерия третий трохантер расположен относительно значительно выше, чем у палеотериев, и своим положением, так же как и своей формой, обнаруживает полное сходство с таковым лошади; сходство это окажется еще более разительным, если учесть тот факт, что у палеотериев (О. F., тб. 137, рис. 4, тб. 141, рис. 1 [здесь рис. 21 и 22]) и тапиров третий трохантер связан с наружным краем бедренной кости посредством широкого гребня, образуя, так сказать, его границу,



[Рис. 21. Бедренная кость *Palaeotherium crassum*, $^1/_2$ натуральной величины]



[Рис. 22. Бедренная кость *Palaeotherium magnum*]

тогда как у анхитерия и лошадей он образует резкий выступ на наружном крае femur. Под большим трохантером, на задней и наружной частях бедренной кости, мы замечаем большую ямку; эта ямка отсутствует у палеотериев, где ее заменяет

шероховатость. У лошади она имеет очень большие размеры и служит для помещения musculus flexor perforatus (musculus plantaris hom).*

Нижняя головка бедренной кости имеет два неравных тибиальных блока; внутренний немного больше наружного; это различие преувеличено в изображении, которое дает Блэнвилль в Остеографии (Ost., тб. VII [здесь рис. 20]), но так как среди костей анхитерия встречаются отдельные кости, имеющие более ясно выраженную гиппоидную форму, чем другие, возможно, что его оригинал относится к числу последних; у палеотериев различие в величине блоков довольно слабое, только *Palaeotherium minus* (O. F., тб. 109, рис. 10 [здесь рис. 23]) обладает внутренним тибиальным блоком такой же относительной величины, как и наши современные лошади.



[Рис. 23. Нижняя головка бедренной кости *Palaeotherium minus*]

Ямки для связок, перекрещивающихся на нижнем конце, у лошадей, анхитериев и палеотериев одинаковы; у анхитерия и лошади мыщелки более сближенные между собой, чем у палеотериев, так что межмыщелковая ямка у первых более узка, чем у *Palaeotherium* и тапиров.

Между мыщелками бедренной кости такие же соотношения, как у лошадей и у палеотериев, т. е. наружный крупнее внутреннего.

TIBIA И FIBULA

Обе эти кости сохранились очень хорошо, и рис. 38 может дать полное представление об их форме и относительной величине.

---

* Тождественная ямка на том же месте имеется у тапиров.

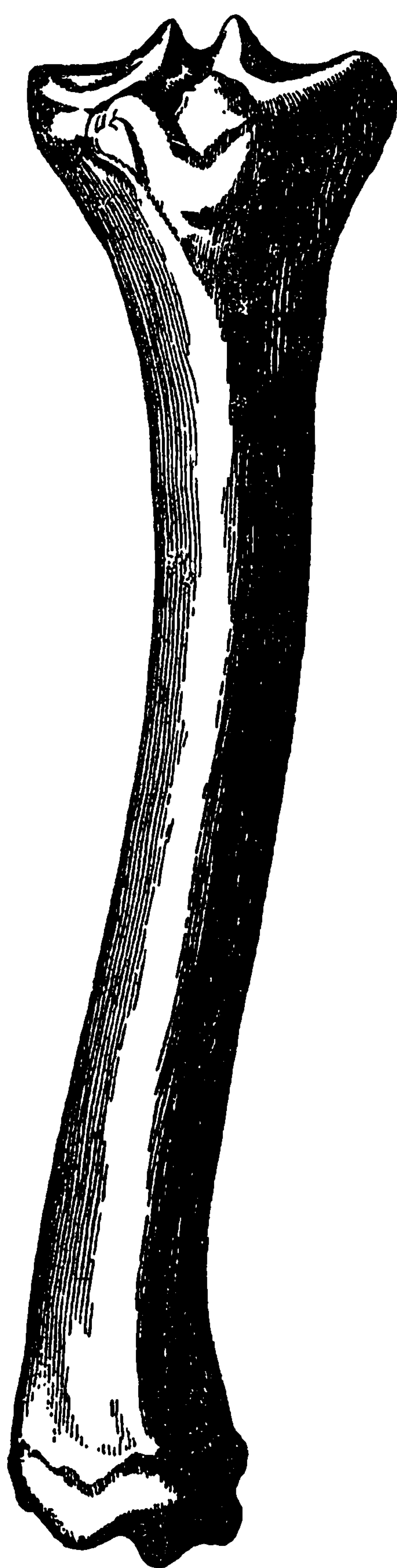
Tibia очень похожа на ту же кость лошади и обнаруживает мало резко выраженных отличий, особенно в своей верхней части. Передний гребень на передней части кости спускается немного ниже, чем у лошадей; на цельной tibia *Palaeotherium magnum* этот гребень спускается ниже верхней половины кости, но у *P. medium* и *P. minus* (O. F., тб. 134, рис. 2, тб. 110, рис. 2 [здесь рис. 24 и 25]) он обнаруживает те же относительные размеры, что у лошади. Ямка для связки коленного сустава, расположенная в передней части этого гребня, у анхитерия очень глубока, что является гиппоидным признаком; у палеотериев она гораздо более плоская; она существует у тапира, хотя скорее в виде глубокой депрессии, лишенной внутренней стенки, чем в виде ямки. Вырезка для переднего экстензора, расположенная на наружном крае tibia, выражена значительно резче и более глубока, чем у палеотериев и тапиров, обнаруживая полное сходство с соответствующей вырезкой tibia лошади.

Задняя сторона верхнего конца tibia несет ямку, которая занимает всю ширину кости: она ограничена гребнями, образующими наружный и внутренний края tibia; мы находим эти же признаки у палеотериев и тапиров; у лошади эта часть tibia почти совершенно плоская.

Нижняя часть tibia (рис. 38) на своей передней стороне несет два выступающих гребня, один, сильно развитый,— на внутреннем крае, другой, более слабый,— на наружном крае. Эти выступающие гребни придают передней стороне видимость глубокой вогнутости; они развиты очень слабо или совершенно отсутствуют у лошади; однако внутренний, более крупный, гребень у лошади замещен шероховатым выступом, заметным на нижне-внутреннем крае tibia лошади.

Внутренняя лодыжка относительно крупнее и длиннее, чем у палеотериев и тапиров; ее передняя часть вставляется в большую ямку, которая видна на внутреннем крае таранной кости и несет спереди маленькую фасетку, примыкающую к

передней стенке этой ямки; у лошади эта лодыжка еще крупнее, а суставная поверхность для ямки таранной кости большей



[Рис. 24. Большая берцовая кость *Palaeotherium medium*]

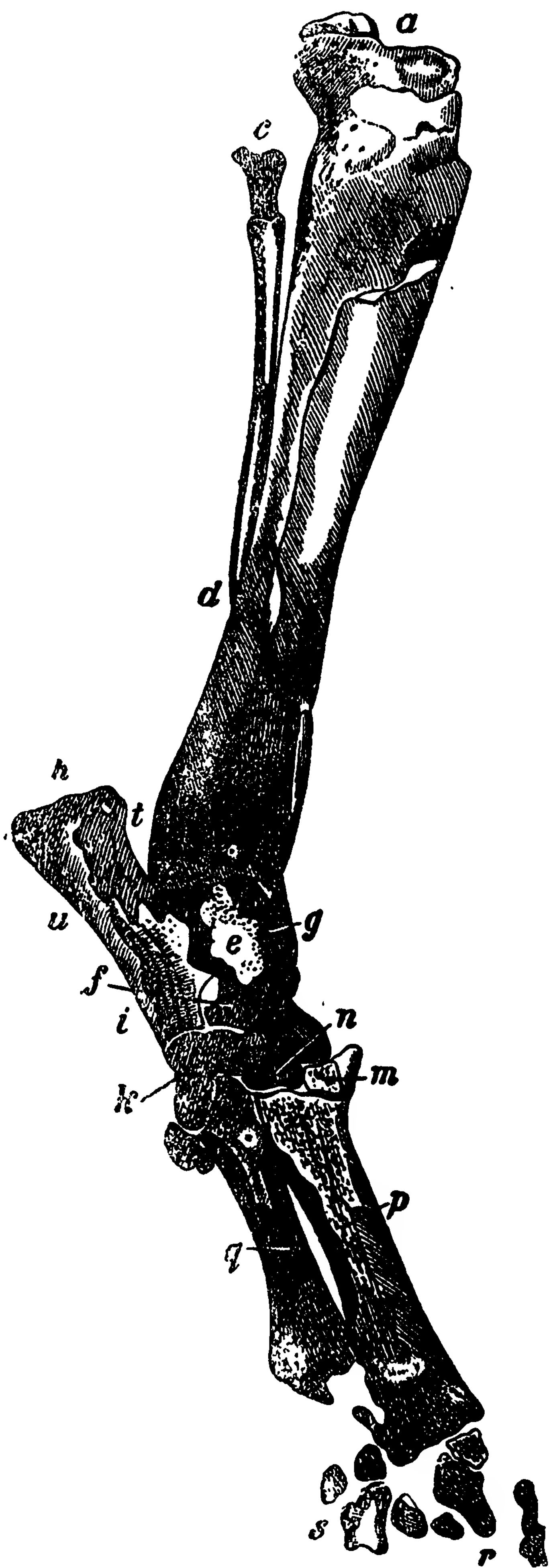


[Рис. 25. Большая берцовая кость *Palaeotherium minus*]

величины и более резко выражена. Значение этой маленькой фасетки у лошадиных и причина ее отсутствия у тапиров и носо-

рогов не были для меня ясны; лишь при наблюдении (в Ботаническом Саду Парижа и в Зоологическом Парке в Лондоне) за тем, как ложатся различные животные, будучи предоставлены самим себе, я понял значение этой особенности. Носорог и тапир, засыпая, ложатся так, что их плюсневые с tibia образуют очень тупой угол, открывающийся наружу, тогда как лошади и жвачные, ложась, загибают свои длинные плюсневые внутрь так, что они образуют с tibia острый угол; в этом положении внутренняя лодыжка tibia вставляется в ямку таранной кости и своей маленькой фасеткой примыкает к поверхности этой ямки. Анхитерий, стало-быть, в достаточной мере приближался к лошади, чтобы класть свои ноги в этой характерной позе; не знаю, мог ли столь гиппоидный по своему облику *Palaeotherium medium* проделывать то же; фасетка внутренней лодыжки у него отсутствует, и в лежачем состоянии он должен был располагать свои плюсневые подобно носорогам и тапирам.

Малоберцовая кость. Эта кость у анхитерия, несмотря на то, что она сохраняется по всей длине своей и сращена с tibia, начиная с нижней половины, крайне редуцирована. Я никогда не видел верхнего отдела кости, но так как она все еще присутствует у лошади и не сращена с tibia нет, следовательно, никакого сомнения, что она существовала и у анхитерия. Я думаю, что на рис. 38 изображено как раз то место, где начинается сращение fibula с tibia, до этого места она образовывала мостик от наружного края tibia до середины ее, как у современных лошадей. От начала сращения fibula, спускается до нижнего конца tibia и образует наружную лодыжку, которая соприкасается с наружным блоком таранной кости. Рассматривая предплюсневую поверхность обеих костей, соединенных друг с другом, мы заключаем, что тибио-фибулярный блок для таранной кости расположен очень косо по отношению к поперечной оси tibia; анхитерий отличается этой сильной скошенностью блока от палеотериев, у которых он



[Рис. 26. Tibia и fibula *Palaeotherium crassum*]

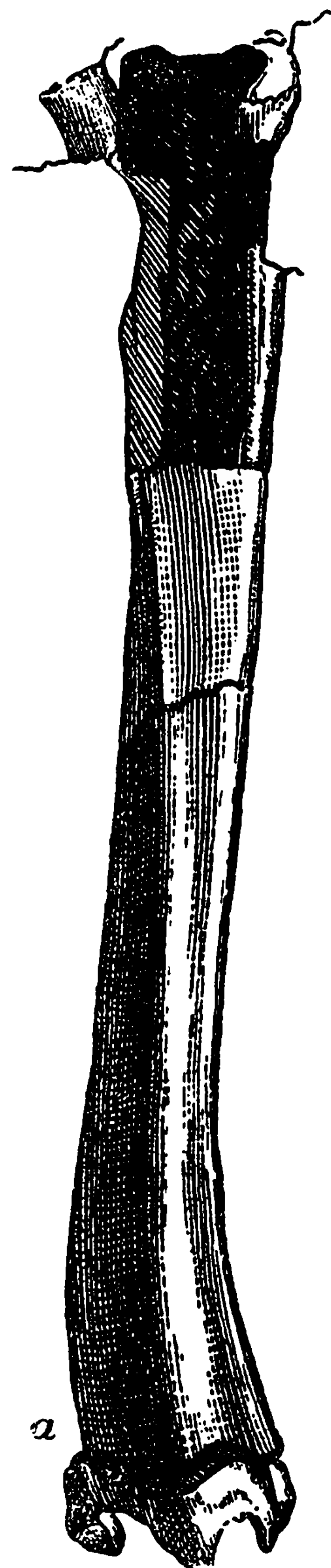
at — tibia; *cd* — видимая часть fibula; *hi*—calcaneum; *u*— наиболее суженное место calcaneum; *e*, *f*, *g* —части astragalus; *k* — cuboideum; *m* — большая cuneiforme; *n* — scaphoideum; *p*— средняя плюсневая; *q*—наружная плюсневая; *r*, *s*—части фаланг и сесамовидных костей]

менее скошен, и приближается к лошади. Выемки для блока таранной кости, так же как и большой выступ, разделяющий их, значительно глубже, чем у палеотериев и тапиров, в соответствии с таким же образом видоизмененной и таранной костью, что мы будем иметь возможность показать ниже.

Вследствие значительной редукции, столь характерной для лошадей, у которых малоберцовая кость посредине прерывается, будучи здесь представлена лишь сухожилием, соединяющим верхний отдел малоберцовой кости с ее нижним отделом — концом малоберцовой кости, кость эта так прочно сращена с tibia, что существование ее отрицалось. Однако присутствие этого нижнего конца малоберцовой кости хорошо заметно у лошади в юном возрасте; имеется общая для tibia и fibula эпифиза, но в ней ясно выделяются две точки окостенения—одна для tibia, другая для fibula. У гиппариона, как у лошадей, малоберцовая кость разорвана посредине и вновь появляется внизу, в виде наружной лодыжки. Лишь у анхитерия кость эта является пока цельной, хотя уже

столь редуцированной, что посредине, при толщине tibia в 34 мм (рис. 38, поперечное сечение), толщина ее достигает лишь 5 мм. Однако нельзя считать эту редукцию внезапной; уже у палеотериев малоберцовая кость в сравнении с tibia очень тонка, и это даже у тех видов, которые в наибольшей степени отклоняются от гиппоидного типа.

У *Palaeotherium magnum* при толщине tibia в 49 мм fibula имеет лишь 12 мм толщины; у *P. crassum* (O. F., тб. 98, рис. 1 [здесь рис. 26]) эта редукция малоберцовой кости еще более значительна, и я не сомневаюсь в том, что *P. medium* обнаружил бы соотношения между обеими этими костями, не намного отличающиеся от таковых у анхитерия, тем более, что у *Paloplotherium minus* (O. F., тб. 115, тб. 109, рис. 2 [здесь рис. 27]) малоберцовая кость становится чрезвычайно тонкой.



[Рис. 27. Tibia и fibula *Paloplotherium minus*]

Я могу добавить, что видел в коллекции Лаборатории Сравнительной Анатомии конец tibia палеотерия (не определенного), происходящий из Грава; в этом образце fibula была полностью сращена с tibia, в такой же степени, как у анхитерия.

КОСТИ ЗАПЯСТЬЯ

После этого краткого описания длинных костей скелета, обнаруживающих признаки перехода от палеотериев к лошадям, нам предстоит описать более подробно кости запястья и предплюсны анхитерия, принимая во внимание их исключительное значение для определения родственных отношений млекопитающих.

Кости запястья анхитерия, как мы увидим ниже, заметно отличаются от соответствующих костей лошади; однако они настолько отклонились от палеотериев, становясь почти тождественными костям лошадиных, что с первого взгляда, без глубокого анализа, надо признаться, их легко принять за кости запястья осла. Кости запястья и предплюсны, на мой взгляд, наиболее важные части скелета копытных; эти кости обнаруживают всегда чрезвычайное постоянство форм и очень ценны для исследования родственных связей. Палеонтологи до известной степени отдали должное этим костям, придавая столь важное значение астрагалу, который, действительно, по одному своему облику всегда дает возможность разрешать палеонтологический вопрос о родственных связях ископаемого животного, указывая нам, куда надо отнести данное животное — к парнопалым или к непарнопалым. Многие ископаемые животные, чьи череп, вся зубная система и даже несколько костей скелета известны ученым (как, например, *Hyracotherium*), * все еще не могут найти себе места и помещаются то среди парнопалых, то непарнопалых. Отсутствие астрагала побудило даже М. Рютимейера[49] отнести лофиодонта к серии парнопалых, что является поистине палеонтологической ересью, если принять во внимание столь типичную для непарнопалых зубную систему

* Профессор Пикте относит хиракотерия[48] к парнопалым, но после ознакомления с хранящимися в Лондоне двумя черепами этого замечательного рода у меня уже нет сомнения в том, что он относится к непарнопалым и должен быть помещен с лофиодонтами. Однако лишь счастливые

лофиодонта.[56] Но эта ценность для классификации, признанная за астрагалом, в той или иной степени распространяется на все кости запястья и предплюсны; вот почему позволю себе дать более подробное описание форм этих костей и их соотношений с соседними костями. К сожалению, изображения совершенно не дают полного представления об этой части скелета, и поэтому я позволю себе посоветовать читателям, желающим получить ясное представление об этих сложных взаимоотношениях, сравнить мои описания с запястьем и предплюсной лошади * и тапира в натуре.

Так как работа моя является не просто монографией рода Anchitherium, но ставит своей целью доказательство промежуточного положения этого рода между палеотериями и лошадьми, я вынужден сравнивать кости запястья и предплюсны с соответствующими костями палеотериев, с одной стороны, и лошадей, — с другой. Так как переходы различных типов происходят лишь постепенно, путем незначительных, но продолжительных изменений различных признаков, я буду касаться деталей, которые могут показаться излишними, но которые совершенно необходимы, чтобы показать, как постепенно формировалась совокупность признаков, находимых у современных лошадиных.

Scaphoideum (тб. II, рис. 1 S). Своей формой и соотношением с другими костями scaphoideum анхитерия заметно отличается от scaphoideum палеотерия и совершенно сходна с соответствующей костью лошади или, скорее, осла. Ее верхняя сторона, служащая для сочленения с radius, и нижняя—для trapezoideum и соответствующей вогнутости os magnum (рис. 3 mg),

---

находки femur с третьим трохантером или астрагала смогут окончательно разрешить этот вопрос.

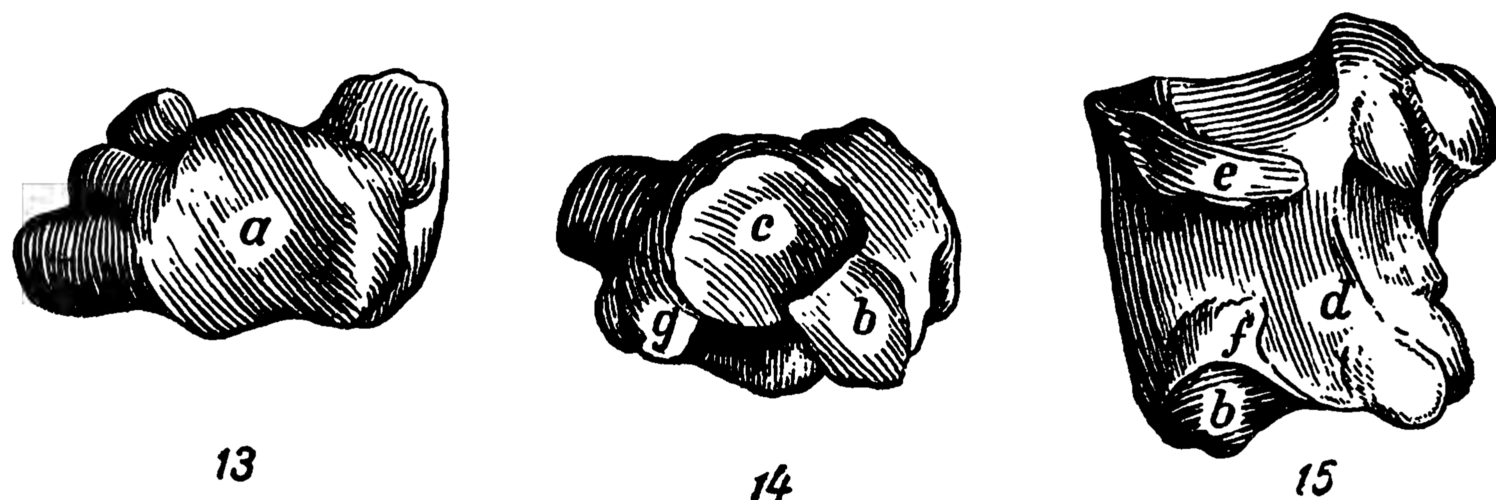
* Так как *Equus caballus* является чем-то слишком эластичным, и самый маленький пони, так же как и самая крупная нормандская лошадь, относятся все к этому виду, я сделал часть своих промеров, как и часть моих рисунков, по костям Daw (*Equus Burchelli*).

напоминают те же суставные поверхности лошадей; только ямка для помещения trapezoideum (рис. 3 td) относительно более удлиненная кзади и отделяется от ульнарного края scaphoideum маленьким углублением, ограниченным двумя выступами, внутренний из которых является губой ямки для trapezoideum, а наружный — нижне-ульнарным краем scaphoideum. На задней части, снаружи от ямки для trapezoideum, заметна маленькая фасетка (рис. 3 tz), которая служила, по-видимому, для прикрепления рудиментарной трапециевидной мышцы, как это видно на scaphoideum *Palaeotherium crassum* (рис. 2 tz), у тапира, носорога, гиппариона и очень часто у лошади.

Scaphoideum палеотерия, например *P. crassum*, своей массивной формой больше приближается к лошади, чем scaphoideum *Palaeotherium medium* (O. F., тб. 101, рис. 13, 14, 15 [здесь рис. 28]),* стройная форма которой скрывает таящееся в глубине сходство с лошадью в отношениях scaphoideum к граничащим с нею костям. Верхняя сторона у палеотерия имеет больший наклон внутрь и не обнаруживает той ясной обособленности передней, выступающей части и задней поперечной ямки, которая наблюдается на scaphoideum анхитерия (рис. 1s) и лошади; сверх того, она вытянута в острие в направлении к внутреннему краю кости, но так как в обоих случаях поверхность эта служит одинаково для сочленения с одной и той же костью — radius, то она не обнаруживает ничего характерного. Нижняя поверхность scaphoideum (рис. 2) палеотерия значительно интереснее, и мы можем сравнить ее с той же поверхностью scaphoideum анхитерия, изображенной на рис. 3. Обозначение одинаковыми буквами гомологичных фасеток облегчает это сравнение. У анхи-

* [Мы сохраняем те номера отдельных фигур, входящих в состав рисунков, взятых из труда Кювье «Les ossements fossiles», под которыми эти фигуры значатся на таблицах упомянутой монографии. В. О. Ковалевский ссылается именно на эти номера. —*Ред.*]

терия (рис. 3) мы видим, что фасетка (mg) для os magnum значительно увеличилась, настолько оттеснив ямку для trapezoideum на заднюю и боковую части scaphoideum, что с передней стороны кости ее совершенно не стало видно. Это увеличение фасетки для os magnum вызвано увеличением средней пястной, которая опирается на os magnum, тогда как пястная II, опи-



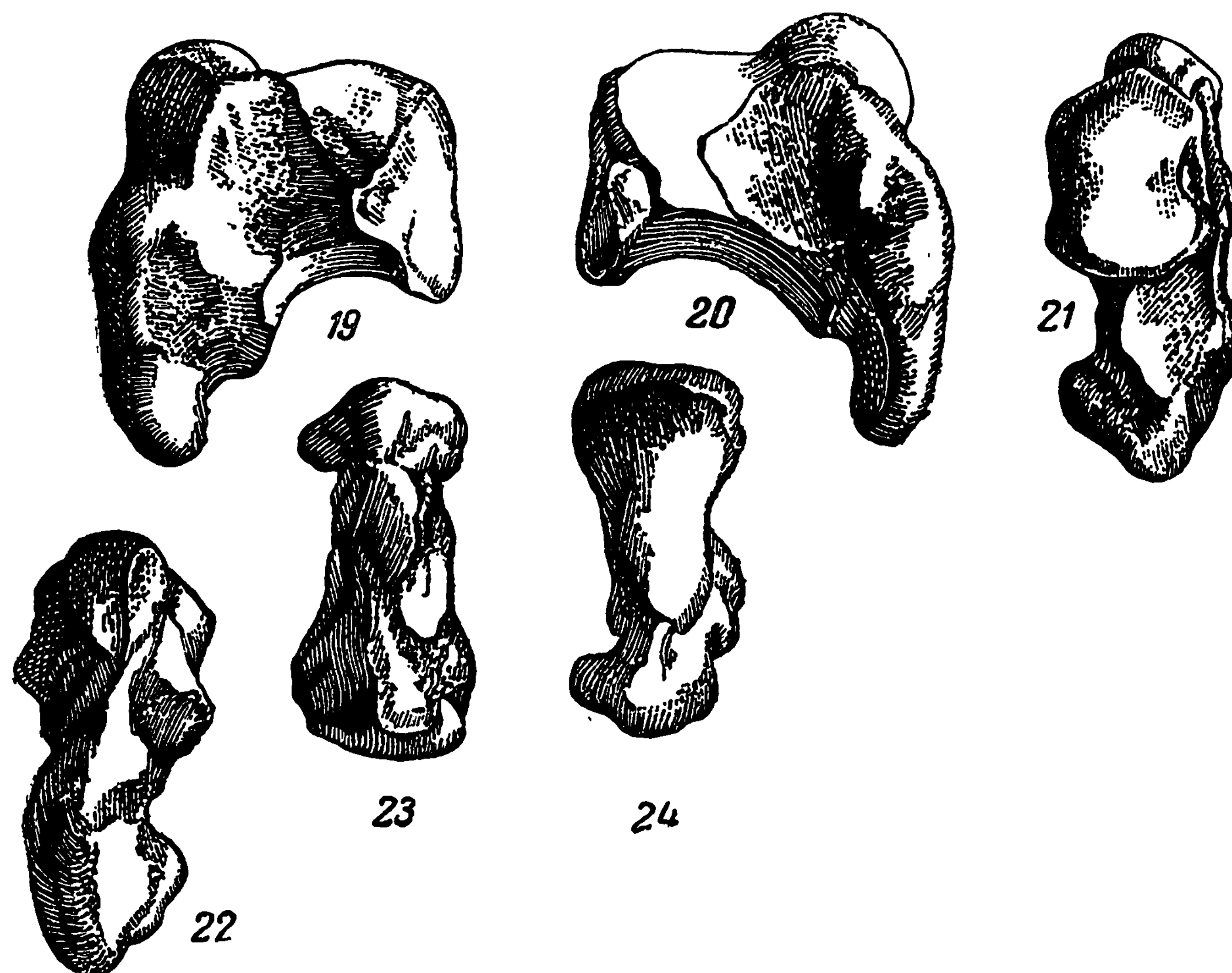
[Рис. 28. Os scaphoideum *Palaeotherium medium*: 13 — сверху; 14 — снизу; 15 — поверхность сочленения с lunatum]

[*a* — радиальная фасетка; *b* — фасетка для magnum; *c* — фасетка для trapezoideum; *d* — место, где у тапира, в отличие от палеотерия, имеется продолговатая фасетка; *e* — верхняя фасетка для lunatum; *f* — нижняя фасетка для lunatum; *g* — фасетка для trapezium

рающаяся на trapezoideum, редуцирована и перемещена к задневнутренней поверхности ноги (рис. 1, II).

Помимо этих двух фасеток, на scaphoideum *Palaeotherium crassum* (рис. 2) мы видим третью — tm, которая отсутствует у анхитерия; чтобы объяснить исчезновение этой фасетки, изучим роль, которую она играет у палеотериев. Os magnum (рис. 1 m), сочленяясь спереди со scaphoideum и lunatum, у всех непарнопалых вытягивается назад и образует большой отросток, нечто вроде головки, выступающей наверх и помещающейся в ямке, образованной костями первого ряда запястья. У палеотериев, в особенности у *Palaeotherium crassum* и *P. latum* (рис. 2), эта ямка для отростка os magnum образована в равной степени двумя костями первого ряда — scaphoideum и lunatum подобно тому, как это изображено на

рис. 2 tm и можно заметить на запястьи тапира. У *Palaeotherium medium* ямка для помещения отростка os magnum образована почти целиком lunatum, а scaphoideum составляет лишь внутреннюю стенку (фасетка, обозначенная буквой d, O. F., тб. 101, рис. 15 [здесь рис. 28]) этой ямки, что вызвано легким поворотом



[Рис. 29. Os magnum *Palaeotherium medium*; *19* — с внутренней стороны; *20* — с наружной; *21* — спереди; *22* — сзади; *23* — сверху; *24* — снизу]

задней части os magnum наружу — к lunatum (прекрасное изображение os magnum находим мы у Кювье, О. F., тб. 132, рис. 19, 20 [здесь рис. 29], где отросток кости виден в профиль). У анхитерия отросток os magnum еще больше повернут кнаружи и помещен полностью в ямке lunatum (рис. 3 tm), не сочленяясь сзади со scaphoideum. У *Equus Burchelli* и лошади этот признак выражен еще резче: задний отросток os magnum полностью помещается в ямке lunatum и scaphoideum в своей задней части настолько отдалена от lunatum, что задняя шероховатость magnum никак не может соприкасаться с ней,

что еще возможно у анхитерия. Следовательно, мы прослеживаем от палеотериев до лошадей постепенное исчезновение на задней части scaphoideum ямки для отростка os magnum, что вызвано увеличением третьей пястной кости и неравномерным распределением тяжести тела на различных костях запястья. Посредством поворота os magnum внутрь и помещения ее заднего отростка исключительно в ямке lunatum вся тяжесть тела, совершенно не касаясь второй пястной, передавалась третьей пястной кости. Соответственно, последняя, становясь бесполезной, должна была исчезнуть без ущерба для локомоции.

SCAPHOIDEUM ЗАПЯСТЬЯ:

	Balaeotherium crassum	Анхитерий	*Equus burchelli*	Гиппарион из Греции
Ширина наверху	17	17	21	21 1/4
Ширина в середине	15	14	20	16 1/2
Ширина внизу	21*	15	21	20
Высота спереди	21	23	25	24

Lunatum (рис. 11). У анхитерия эта кость по своей форме совершенно отличается от соответствующей кости палеотериев и сильно приближается к лошади; от последней она отличается относительной величиной различных фасеток и более тонкой и вытянутой формой, что еще больше сближает ее с lunatum гиппариона.

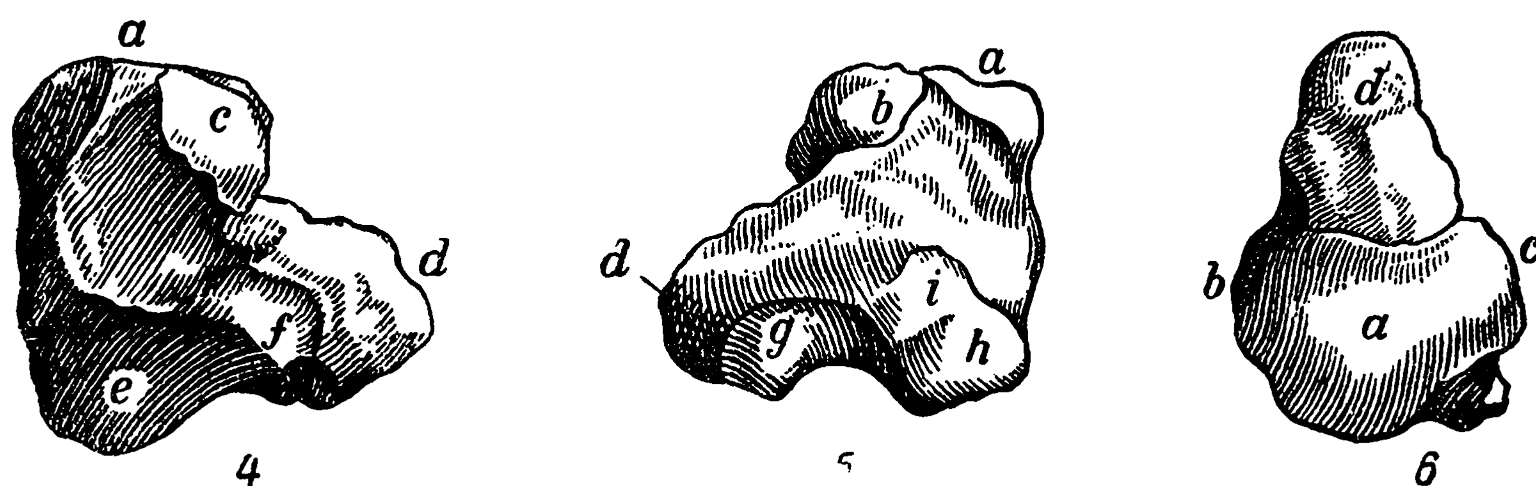
Две боковые стороны, радиальная и ульнарная, несут те же, как и у лошади, фасетки для своих двух соседей — scaphoideum и pyramidale. Верхняя сторона, сочленяющаяся

* Этот столь незначительный индекс зависит от большой ямки trapezoideum, которая захватывает весь нижне-внутренний край.

с radius, совершенно гиппоидная, но по своей ширине, более постоянной в передне-заднем направлении, немного ближе к гиппариону; она менее отчетливо треугольна (основание треугольника обращено вперед), чем у лошадей. Нижняя сторона, изображенная на рис. 3 (вид снизу) и рис. 1 (спереди), несет на радиальной половине большую выпуклость, которая помещается в радиальном углублении os magnum, и усеченность, или удлиненную ямку, для unciforme, расположенную на нижне-ульнарном крае. Все это отчетливо видно на наших двух рисунках. Как видно из этого описания, lunatum анхитерия совершенно гиппоидная. Нам остается, следовательно, сравнить фасетки этой кости с фасетками lunatum палеотериев и вывести первые из вторых.

Lunatum *Palaeotherium crassum*, изображенная на рис. 4, 5, 6, тб. 100, O. F. [здесь рис. 30], значительно отличается по своей форме от соответствующей кости анхитерия и обнаруживает полное сходство с lunatum носорога и немного меньшее с lunatum тапира. Сбоку (O. F., тб. 100, рис. 4 [здесь рис. 30]), при сравнении с lunatum лошади, главным отличием представляется то, что у лошади профиль кости, вместо вогнутости в виде цифры 2, наблюдаемой в верхне-задней части, образует прямоугольный контур; задний угол, между закругленной частью головки «2» и ее хвостиком, вогнутый у палеотериев, носорогов и тапиров, у лошади заполнен. Сравнение lunatum носорога или тапира с соответствующей костью лошади в натуре принесет больше пользы, чем длинные описания. Это изменение lunatum имеет большое значение для механизма однопалой ноги; отсутствие этого заднего продолжения у lunatum носорога, тапира и палеотериев и наклонное положение нижней головки radius обеспечивают передачу тяжести тела посредством lunatum и unciforme четвертому, или наружному, пальцу; у лошадей, напротив, нижняя головка radius расположена горизонтально по отношению к продольной оси кости, и задний отросток lunatum способствует тому, что эта тяжесть действует

по вертикали, а не передается наружному краю, чем и вызвана полная редукция соответствующего пальца; вследствие этой редукции наружного пальца lunatum, вместо того чтобы, как, например, у тапира, опираться всей своей нижней стороной на unciforme, покидает эту кость и опирается на magnum, передающую тяжесть тела третьему и единственному пальцу.



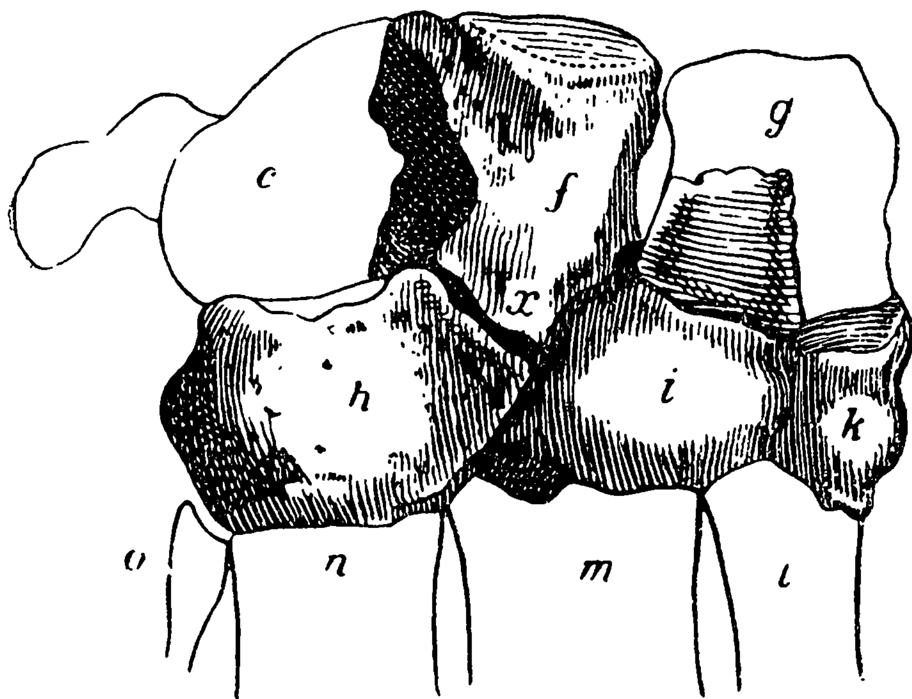
[Рис. 30. Os lunatum *Palaeotherium crassum*: *4* — с наружной стороны; *5* — с внутренней; *6* — сверху]

[*a* — радиальная фасетка; *b* — фасетка для scaphoideum; *c* и *f* — фасетки для pyramidale; *d* — задняя бугристость; *e* — фасетка для unciforme; *g* и *h* — фасетки для magnum; *i* — фасетка для scaphoideum]

Верхняя сторона lunatum *Palaeotherium crassum* отличается, следовательно, от анхитерия отсутствием этого продолжения назад, и я не нахожу на ней ничего такого, что можно было бы толковать как зачаток этого образования. Это — определенно новообразование у lunatum анхитерия и лошади; можно было бы, однако, предположить, что это — задняя часть поперечного отростка lunatum палеотерия, вытянувшаяся назад и уплощенная под давлением radius; так или иначе, отличия верхней стороны lunatum анхитерия от таковой палеотерия значительны.

Боковые фасетки не имеют особого значения; они изменились в соответствии с формой lunatum. Я не останавливаюсь на описании этих фасеток, так как для моей цели они не имеют никакого значения.

Нижняя сторона, напротив, обнаруживает признаки, которые для анализа ноги лошади имеют большое значение. Эту сторону lunatum *Palaeotherium crassum* и анхитерия мы можем сравнить непосредственно по рис. 2 и 3. Чтобы понять, как lunatum с помощью своего клюва * соединяется с magnum и unciforme, нужно воспользоваться изображением Кювье (О. F., тб. 100, рис. 3 [здесь рис. 31]: на этом рисунке представлена правая нога, тогда как на нашем рисунке изображена левая). Следует отметить, что значительное вклинивание клюва lunatum между magnum и unciforme у *Palaeotherium crassum* и *P. latum* выражено намного резче, чем у *P. medium*; последний, таким образом, образует переход к анхитериям, у которых вклинивание это очень слабо; у лошадей оно уже представлено в виде слабого следа. Этот клюв lunatum (О. F., тб. 100, рис. 3 [здесь рис. 28]) представляет нижнюю сторону кости, которая, вследствие изменения, у лошади выражена в виде плоской поверхности. Рассмотрим, как произошло это важное изменение.

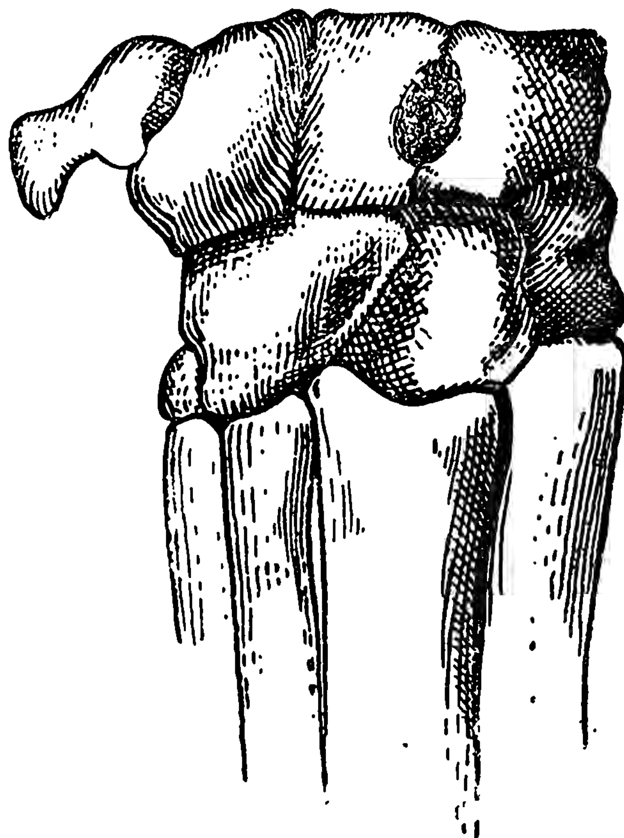


[Рис. 31. Запястье *Palaeotherium crassum*:
g — scaphoideum; *f* — lunatum; *e* — pyramidale; *k* — trapezoideum; *i* — magnum; *h* — unciforme; *l* — metacarpale II; *m* — metacarpale III; *n* — metacarpale IV; *o* — metacarpale V]

---

* Реставрация запястья палеотерия в Остеографии (тб. IV) несомненно ошибочна: она составлена по ноге тапира; та, которую дает Кювье (тб. 100, рис. 3), правильна; я констатировал на оригиналах Музея, что нижне-радиальная часть lunatum несет две фасетки: для scaphoideum и для magnum; Блэнвилль, наперекор Кювье, причленяет ее лишь к scaphoideum и unciforme.

Фасетка «uc» lunatum палеотерия (рис. 2) предназначена для сочленения с unciforme; посредством этой фасетки тяжесть тела через lunatum передается unciforme, а от последней — наружному пальцу manus. У тапиров, которые, имея четырехпалую manus, представляют собой менее редуцированную форму, чем палеотерии, эта фасетка очень велика; она фактически занимает всю нижнюю сторону lunatum, которая совершенно лишена сочленения с magnum (О. F., тб.66, рис. 2 [здесь рис. 32]); у палеотериев, даже у наиболее типичных форм, как *Palaeotherium crassum* и *P. latum*,* lunatum своей нижней стороной сочленяется с двумя костями нижнего ряда запястья, unciforme и magnum (рис. 2 mg и uc; О. F., тб. 100, рис. 3f [здесь рис. 31]); но фасетка для unciforme значительно больше фасетки для magnum. С редукцией наружного пальца и увеличением значения среднего пальца фасетка для unciforme на lunatum, служившая для передачи тяжести тела наружному пальцу, начинает уменьшаться; соотношение между фасетками, имевшее место у палеотериев, становится обратным у анхитерия. Тут уже фасетка для magnum (mg) становится значительно больше фасетки для unciforme uc (рис. 1 и 3). У лошадей фасетка для unciforme становится относительно малозначащей и если и сохраняется, то объясняется это тем, что unciforme уже

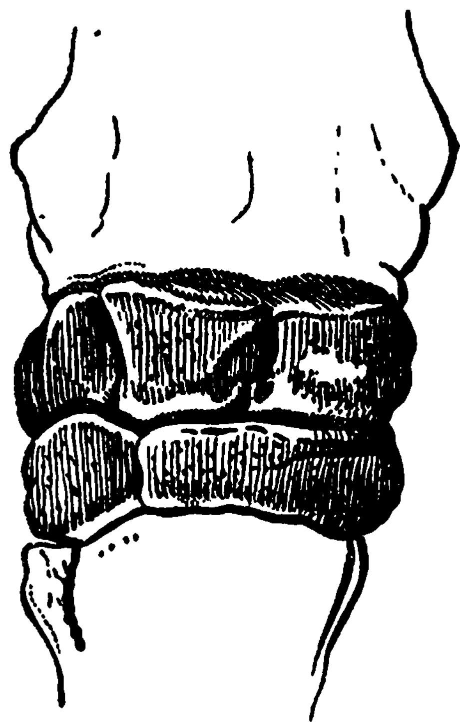


[Рис. 32. Запястье тапира]

* В отношении *Palaeotherium medium* см. реставрацию запястья у Кювье (тб. 104, рис. 23); хотя изображение это не отличается хорошим выполнением, но, во всяком случае, оно лучше неточной реставрации Блэнвилля.

не играет той роли, какую она выполняла у других непарнопалых; она призвана выполнять другие функции: посредством уплощения и увеличения нижней своей фасетки, кость эта начинает служить среднему пальцу, передавая тяжесть тела ему, а не наружному пальцу, который уже представлен неполно (O. F., тб. 58, рис. 8 [здесь рис. 33]); как видно из нашег рис. 15, отмеченные изменения заметны уже у гиппариона.

Чтобы показать, как по мере редукции наружного пальца постепенно уменьшалась фасетка для unciforme, я даю соотношения ширины этой фасетки с толщиной lunatum в нижней ее части — от наименее редуцированных непарнопалых (тапир) до лошади:

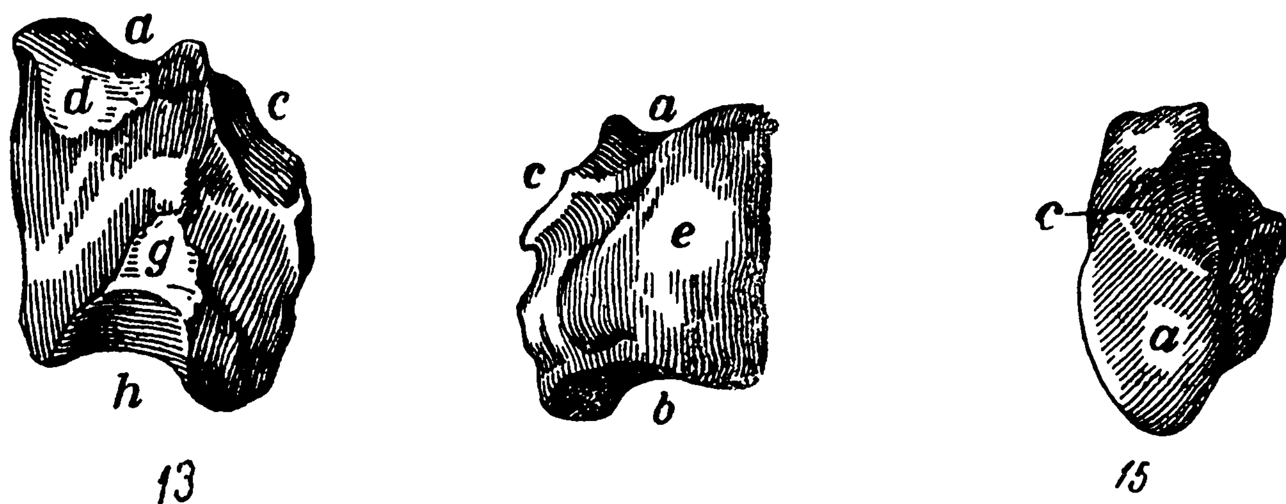


[Рис. 33. Запястье лошади]

	Tapirus americanus	*Rhinoceros indicus*	*Pal. crassum*	*Pal. medium*	*Anchitherium*	*Hipparion* (Кюкюрон)	*Equus Burchelli*	Лошадь
Толщива lunatum в нижней ее части	15	24	15	12	17	17	20	24
Ширина фасетки для unciforme .	14	21	13	9	5	7	$4^1/_2$	6

Pyramidale или triquetrum. К сожалению, ни в коллекции Музея, ни в коллекции г. Альфонса Мильн-Эдвардс я не мог найти pyramidale запястья. Поэтому мы можем высказывать лишь более или менее вероятные предположения о ее форме, основываясь на изучении фасетки для pyramidale на unciforme, двух фасеток lunatum и, в особенности, фасетки pisiforme. У гиппариона (рис. 4), кости запястья которого обнаруживают исключительно близкое сходство с таковыми лошади (оставляя в стороне их менее массивный облик),

pyramidale заметно выделяется благодаря своей более изогнутой форме и значительной относительной длине. Отогнутость pyramidale, или выступание ее назад, настолько значительна у гиппарионов, что если мы опустим перпендикуляр от заднего края ульнарной поверхности (рис. 4 ul) pyramidale,



[Рис. 34. Os pyramidale *Palaeotherium medium*: *13* — внутренняя сторона; *14* — наружная; *15* — сверху]

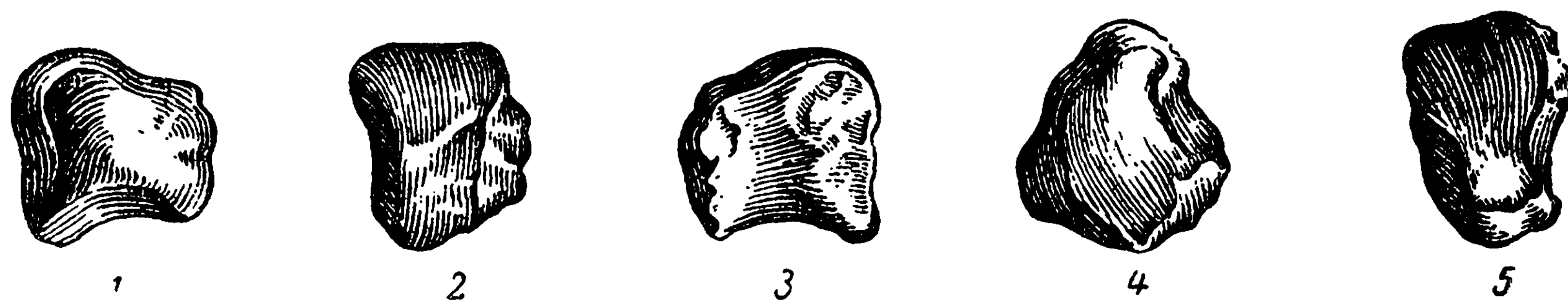
[*g* — нижняя фасетка для lunatum; *d* — верхняя фасетка для lunatum; *a* — ульнарная фасетка; *c* — фасетка для pisiforme; *b*, *h* — фасетки для unciforme]

он пересечет фасетку для unciforme (uc) точно посредине, тогда как этот же перпендикуляр у *Equus Burchelli* и лошади отделит лишь маленький сегмент указанной фасетки pyramidale. Приводимые ниже промеры подтвердят эти отличия более точно.

Pyramidale у *Palaeotherium medium* (O. F., тб. 100, рис. 13, 14, 15 [здесь рис. 34]) похожа своей формой на ту же кость лошади и гиппариона (если исключить заднее выступание). Основной признак, по которому отличается pyramidale лошади и гиппариона от той же кости других непарнопалых, заключается в том, что фасетка для pisiforme (рис. 4 ps) отделена от верхней, или ульнарной, фасетки (ul), тогда как у палеотериев, носорогов и тапиров она сливается с этой фасеткой. У анхитерия она уже должна была отличаться от палеотериев и приближаться к лошади; его pisiforme (рис. 36) нам показывает, что обе фасетки pyramidale были обособлены.

Pyramidale	Гиппарион из Пикерми	Гиппарион из Кюнюрона	*Equus Burchelli*
Высота впереди	$20^1/_2$	16	18
Высота сзади	26	24	21
Длина по диагонали от передне - верхнего края до нижнезаднего	36	30	29
Толщина	12	9	$14^1/_2$

Trapezoideum. Эта кость также отсутствует в коллекции Музея, и для того, чтобы получить представление о ее форме, мы опять вынуждены прибегнуть к предположениям. Но так как известны trapezoideum палеотерия, а в коллекциях, привезенных Годри из Пикерми и Кюкюрона, представлена в изо-



[Рис. 35. Os trapezoideum *Palaeotherium medium*: *1* — наружная сторона; *2*—сзади; *3*—внутренняя сторона; *4*— снизу; *5* —сверху]

билии та же кость гиппариона, то, сравнивая эти два рода с лошадью, мы можем притти к определенному выводу. Trapezoideum гиппариона (рис. 6), которая на нашем рисунке изображена с нижней стороны, обнаруживает большое внешнее сходство с той же костью лошади, несмотря на то, что она менее массивна и имеет бо̀льшую относительную высоту. Тем не

менее, в соотношениях с другими костями она обнаруживает отличия, имеющие для нас определенное значение.

Верхняя сторона trapezoideum гиппариона, которая частично, слева, представлена на нашем рис. 15 t, имеет выпуклую и закругленную форму; она этой поверхностью вставляется в ямку для trapezoideum на scaphoideum. Trapezoideum палеотерия обнаруживает ту же выпуклость наверху (O. F., тб. 104, рис. 1—5 [здесь рис. 35]) для ямки scaphoideum, но у тапира и носорога кость эта имеет существенно иную форму и несет на своих двух сторонах, верхней и нижней, поперечные вогнутости. Таким образом, палеотерий в отношении этого признака сходен с лошадью. Ямка для trapezoideum на scaphoideum анхитерия (рис. 3 td) отчетливо подтверждает нам, что у его trapezoideum была такая же форма, как и у тех же костей *Palaeotherium medium* и лошади.

Нижняя сторона, сравнение которой у *Equus Burchelli* и гиппариона мы можем произвести непосредственно по нашим рисункам 6 и 7, заметно отличается в обоих родах. У гиппариона эта поверхность маленькая и служит целиком для сочленения со второй пястной костью; у *Equus Burchelli*, напротив, она продолжается назад и внутрь и образует крючок, который латерально сочленяется с os magnum, а внизу — с задней частью третьей пястной или средней metacarpale; эта фасетка (3 m) заметна на рис. 7; выступание внутрь и это сочленение со средней пястной являются признаками, характерными для лошадей. Ни палеотерии, ни ныне существующие непарнопалые не обнаруживают ничего подобного. Но следствием необычайного увеличения средней пястной у лошадиных явилось то, что все кости запястья изменились, чтобы предоставить ей точку опоры. Так как os magnum анхитерия не несет фасетки на своей задне-радиальной поверхности, то мы можем заключить, что trapezoideum у него не сочленялась сзади с magnum, так же как не сочленялась она пока еще у гиппариона; следовательно, сочленение это является признаком исключи-

тельно гиппоидным.* Выступание trapezoideum внутрь служит также для отдаления заднего выступа magnum от scaphoideum, не позволяя ему выходить из ямки lunatum, в которой, как мы указывали выше, он расположен.

Внутренняя (по отношению к запястью), или ульнарная, сторона trapezoideum несет две фасетки для сочленения с передне-радиальной частью os magnum (одна из этих фасеток, нижняя, видна на рис. 6, 7 mg); у *Palaeotherium medium* эти две фасетки срастаются в одну (O. F., тб. 104, рис. 3 [здесь рис. 35]). Trapezoideum анхитерия у нас отсутствует, но на соответствующей части magnum две фасетки для trapezoideum едва отделены друг от друга, что сближает ее с палеотерием. У лошадей, помимо этих двух передних фасеток для magnum, trapezoideum несет еще третью — сзади. Однако, несмотря на значительное расширение metacarpale III у лошадей, trapezoideum не дает ей впереди точку опоры (можно видеть это устранение trapezoideum из сочленения с metacarpale III на наших рисунках 1 и 15, слева); рудиментарная и бесполезная metacarpale II немного возвышается над metacarpale III и, сочленяясь с os magnum, отстраняет таким образом trapezoideum от передней части metacarpale III. Этот остеологический факт, несмотря на простоту его, имеет, однако, глубокое значение. Он представляет собой хороший пример, указывающий на то, до какой степени типические связи постоянны, вопреки всем препятствиям. Перед нами metacarpale III, которая, в процессе прогрессивного увеличения, приспособила для своего пользования все кости запястья, несшие у предков три (а может быть, и пять у примитивных прародителей) хорошо развитых metacarpalia; тем не менее, у нее как будто не оказывается силы для оттеснения

* Я имел уже возможность отметить, что среди одних и тех же костей встречаются некоторые образцы, обнаруживающие более гиппоидные признаки, чем подавляющее большинство других костей; я отнюдь не буду удивлен, если найдут os magnum анхитерия или гиппариона, несущую эту фасетку для trapezoideum.

этой рудиментарной и незначительной второй пястной от сочленения с os magnum, хотя это отстранение было бы крайне полезным для третьей пястной, которая таким образом смогла бы вытянуться внутрь и опереться на trapezoideum так как это она сделала снаружи, присвоив себе больше чем половину unciforme. Каково происхождение этого странного факта, этого бессилия перед столь слабым препятствием, как рудиментарная вторая пястная?

Причина этого факта заключается в остеологическом правиле, гласящем, что каждая кость может изменяться, увеличиваться, вытягиваться в свободном пространстве, вызывая соответствующее изменение кости, сочленяющейся с ней, но она не может присваивать то, что в типе серии, к которой она относится, принадлежит другой кости. Любая кость, даже столь необычайно увеличивающаяся, как metacarpale единственного пальца однопалых, сохраняет, однако, свои типичные соотношения с другими костями; она увеличивает лишь то, что принадлежит ей в типической форме, она не приобретает ничего нового. Рассмотрим эту среднюю пястную у формы, которая, судя по современным нашим знаниям, является корнем существующих ныне однопалых, у палеотерия.* На нашем рисунке 31 изображена эта средняя пястная сверху и спереди, а на рисунке 34 показаны три соединенных metacarpale *Palaeotherium medium* сверху. Чтобы видеть три metacarpale спереди вместе с костями запястья, нужно воспользоваться рисунками 2 и 3 табл. 104. O. F. или Ost., тб. III [здесь рис. 60]. Эту же услугу для анхитерия может оказать наш рисунок 1. Metacarpale III, как это ясно видно из таблицы Кювье, сочленяется кверху с os magnum (i) и несет снаружи косую фасетку (uc на рис. 31) для unciforme; внутренний палец (l) возвы-

* Нет сомнения, что меловые млекопитающие, которые рано или поздно будут открыты, позволят нам проследить эту прародительскую форму до более древнего времени.

шается над средним пальцем, внутренний край которого служит ему опорой, и примыкает к os magnum (рис. 34, фасетка mg второго пальца); наружный палец (n) спускается немного ниже metacarpale III и сочленяется с unciforme.

Через все видоизменения, которые претерпела трехпалая нога палеотерия в процессе преобразования в однопалую форму лошадиных, соотношения костей, составляющих эту ногу, остались те же, что ясно видно при сравнении рисунков 2 и 3 табл. 104, O. F. [здесь рис. 33] с нашими рисунками 1 и 15 или при прослеживании изменения metacarpalia от *Palaeotherium medium* (рис. 34) через анхитерия (рис. 24), гиппариона (рис. 25), до *Equus Burchelli* (рис. 26). Фасетка для unciforme на средней пястной (uc) увеличилась, стала плоской; задняя часть средней пястной, найдя свободное пространство сзади, вытянулась в этом направлении и развилась в виде двух латеральных отростков, на которые стали опираться trapezoideum и unciforme (рис. 26, td и uc).

Вторая, или внутренняя, пястная, устойчивая в своем сочленении с os magnum, подымается выше третьей пястной и примыкает к os magnum. Это сочленение magnum с внутренней пястной очень интересно. Так как у лошади средняя пястная очень велика и она нуждается для опоры во всей нижней поверхности magnum, то она поверхностью этой действительно и завладела; фасетка для рудиментарной внутренней пястной расположена не на теле magnum, как у палеотериев, а на маленьком внутреннем отростке, несущем две поверхности; на верхнюю поверхность этого отростка опирается trapezoideum, на нижнюю — рудиментарная внутренняя пястная. Зачаток этого отростка довольно отчетливо виден уже у анхитерия; он увеличивается у гиппариона и достигает еще больших размеров у современных лошадей. Нельзя не заметить тенденцию metacarpale III к расширению и приобретению все большей поверхности для опоры, и так как у формы, которую мы считаем точкой отправления для лошадей, средняя пястная имеет уже

фасетку для unciforme, то ей остается лишь расширить ее в соответствии с увеличением своего тела; однако, не имея в примитивной форме (у палеотериев) связи с trapezoideum, будучи исключенной из этого соединения второй пястной, которая, примыкая к os magnum, располагается между средней пястной и trapezoideum, она не сумела приспособить эту кость для своей опоры, по крайней мере, спереди, но найдя кзади свободное место, metacarpale III вытянулась внутрь и стала опираться на заднюю часть trapezoideum (рис. 73 m, рис. 26 td). Мы найдем совершенно такие же соотношения и при рассмотрении внутреннего пальца задней ноги, но так как задние конечности более редуцированы, чем передние, средняя плюсневая сумела преодолеть препятствие и стала опираться на cuneiforme II (гомолог trapezoideum), но этот переход к другой кости предплюсны свершился лишь благодаря слиянию двух cuneiforme (второй и третьей), которые после свершения этого перехода снова отделились друг от друга у гиппариона и, как мы увидим ниже, при рассмотрении костей предплюсны, всегда разделены у наших современных лошадей.

С этой точки зрения вполне естественным является вопрос: удастся ли третьей пястной в будущих поколениях лошадей преодолеть устойчивость второй пястной и опереться на передне-нижнюю часть trapezoideum? На этот вопрос можно ответить утвердительно. Нельзя сомневаться в том, что редукция латеральных пястных костей становится все более значительной и что настанет время, когда эти пястные и плюсневые кости у лошадей будут столь же малы и непостоянны, как 2-й и 5-й пальцы у быков; * но переход metacarpale III к trapezoideum может свершиться даже раньше этой полной редукции тем же путем, как это произошло на задней конечности,—

---

* Боковые пястные и плюсневые (вторые и пятые) у жвачных довольно постоянны, но из-за неудовлетворительного метода препаровки скелетов они, как и все рудиментарные части, пропадают.

слиянием magnum с trapezoideum. Я имел возможность установить подобное сращение на двух запястьях зебры (сращение это не было вызвано явлением костяного нароста, часто наблюдающегося у лошадиных; все кости обоих запястий были совершенно здоровы, со всеми фасетками, выраженными отчетливо); весьма возможно, что сращение это, унаследованное некоторым количеством последовательных генераций, даст возможность средней пястной расшириться внутрь и занять часть trapezoideum.

Радиальная поверхность trapezoideum гиппариона несет позади еще одну маленькую фасетку, которая служит для сочленения с маленькой trapezium (рис. 6,t); так как существование этой trapezium было предположено Гензелем* и затем она была найдена в соединении с костями запястья, описанного и изображенного Годри (Foss. de l'Attique, p. 224), то я не стану заниматься дискуссией по этому поводу, которой и так уж злоупотребляли. Так как trapezoideum анхитерия в коллекции, находившейся в моем распоряжении, отсутствовала, то я не могу сказать ничего определенного о соответствующей trapezium. Однако, если рассмотреть фасетку, расположенную на задней части scaphoideum анхитерия (рис. 3,tz) и другую фасетку — на задней части внутренней пястной (II), нет никакого основания сомневаться в наличии ее. У палеотериев на scaphoideum расположена также фасетка (рис. 2,tz) для кости, которую Кювье (O. F. V, p. 125) называет «аналогом большого пальца»; но так как кость эта кверху сочленяется со scaphoideum и metacarpale II предоставляет ей также маленькую фасетку, с которой она соприкасается, естественнее принять ее за trapezium, ибо большой палец никогда не смог бы подняться так высоко для сочленения со scaphoideum. Гензель в своей работе о гиппарионе предполагает, что на внутреннем крае

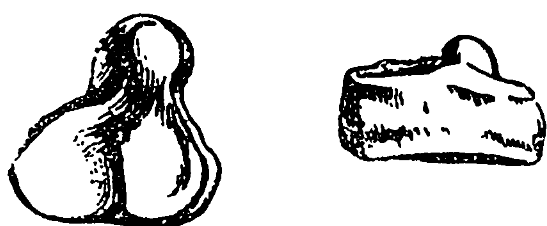
* Abhandl. der Berliner Akademie, 1860. H e n s e l. Ueber *Hipparion mediterraneum*, стр. 77

запястья существовали две дополнительные кости, одна из которых могла бы сочленяться с trapezoideum (trapezium), другая с фасеткой metacarpale II; он принимает эту последнюю за рудимент большого пальца (Гензель, стр. 66). Но достаточно взглянуть на запястье палеотерия или тапира, чтобы убедиться в том, что на его внутреннем крае существует лишь одна кость, являющаяся trapezium. У тапира эта trapezium кверху сочленялась также с задним краем scaphoideum, а внизу с внутренней metacarpale (II); у палеотерия также представлена лишь одна кость, которую я принимаю за trapezium («аналог большого пальца» Кювье); полный скелет ноги гиппариона, описанный и изображенный Годри, на внутреннем крае несет также одну кость, которая является trapezium. Гензель, очевидно, пытался допустить существование двух костей: рудимента большого пальца и trapezium, на основании присутствия двух фасеток, одной на trapezoideum, другой на metacarpale, но тапир и палеотерий свидетельствуют о том, что эти две фасетки заняты одной костью, которая, кроме того, соприкасается еще со scaphoideum. Аналогичная кость, в тех же соотношениях, имеется у носорогов, где она всеми принимается за trapezium.

Размеры. Чтобы установить выступание trapezoideum назад и внутрь у *Equus Burchelli*, у которого оно служит точкой опоры для средней пястной, я ввел измерение, дающее нам длину нижней поверхности trapezoideum по диагонали.

Trapezoideum	Гиппарион из Пикерми	*Equus Burchelli*
Передне-задняя ширина	17	19
Высота	19	16
Длина диагонали от передне-радиального угла к задне-ульнарному углу	17	26

Os magnum (или capitatum) (табл. II, рис. 1) (Ost., тб. VII [здесь рис. 36]). Это — еще одна кость, обнаруживающая поразительное сходство с соответствующей костью лошади и полностью отличающаяся по облику своему и по форме от magnum палеотериев и современных непарнопалых. Достаточно сравнить magnum носорога или тапира с той же костью лошади, чтобы получить представление о полном несходстве, которое эти кости обнаруживают. Вместо плоской и очень широкой кости, которую мы видим у лошади, у палеотериев, наоборот, мы находим высокую и узкую кость, с острыми краями как внизу, так и наверху. Рисунки 19—24, тб. 132, O.F [здесь рис. 29] могут дать полное представление о ее форме у *Palaeotherium medium*, особенно, если сравнивать ее с magnum носорога, на которую она очень похожа. Мы дадим краткое описание magnum анхитерия, так как даже оно становится почти бесполезным из-за имеющейся у каждого возможности получить представление о ее форме при рассмотрении magnum лошади.



[Рис. 36. Os magnum анхитерия]

Передняя сторона (рис. 1 m) magnum уже показывает, что кость эта очень плоска, так как ширина вмещает два с половиной раза высоту ее; на верхнем крае кости видны два углубления, из которых одно, расположенное на радиальной стороне (внутреннее), больше другого, расположенного на ульнарной стороне (наружное). Эти углубления соответствуют двум ямкам верхней стороны; одна из этих ямок, бо́льшая, расположенная на радиальной стороне, предназначена для принятия scaphoideum, другая, меньшая, принимает lunatum, как это видно на рис. 1 и 3. Верхняя сторона имеет явственно треугольную форму, с основанием треугольника, направленным вперед; эта передняя, или расширенная, часть треугольника и несет две ямки для двух костей первого ряда запястья; на задней части, образующей вершину треугольника, magnum представляет округлый

и удлиненный выступ, в точности соответствующий подобному выступу os magnum *Palaeotherium medium* (О. F., тб. 132, рис. 19, 20 [здесь рис. 29]); его можно видеть также у тапира и носорога. Это тот выступ, о котором нам уже представлялся случай говорить при рассмотрении костей первого ряда запястья. У анхитерия и лошади он предназначен единственно для ямки lunatum (рис. 3, tm); у палеотерия он расположен в ямке, образованной равными частями scaphoideum и lunatum (рис. 2, tm).

Радиальная (или внутренняя) сторона magnum анхитерия несет лишь две фасетки, расположенные на ее передней части и предназначенные для trapezoideum.* Можно добавить, что нижняя фасетка расположена не на самом краю кости, а на маленьком угловом выступе, который в верхней части своей несет фасетку для trapezoideum и в нижней — удлиненную фасетку для второй пястной (или внутреннего пальца). У лошади и гиппариона выступ этот выражен еще резче; кроме того, magnum лошади на своей радиальной стороне несет сзади еще третью фасетку для trapezoideum; эта третья фасетка у анхитерия и гиппариона, так же как и у носорога и тапира, отсутствует.

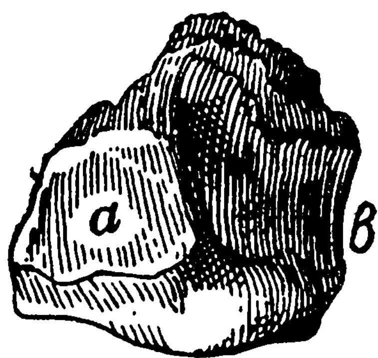
Ульнарная (или наружная) сторона magnum в передней части несет единственную фасетку, занимающую всю высоту кости и на верхнем крае этой стороны продолжающуюся немного назад. У гиппариона и лошади эта передняя фасетка почти всегда разделяется на две части, верхнюю и нижнюю. Палеотерии (О. F., тб. 132, рис. 20 [здесь рис. 29]), так же как и тапиры и носороги, сходны с анхитерием и несут лишь одну фасетку. На нижне-задней части этой же стороны у анхитерия мы находим фасетку для unciforme, которая еще большего развития достигает у гиппариона и у лошади; у палеотериев, тапиров и носорогов ее нет.

---

* У *Palaeotherium crassum* и *P. medium* обе эти фасетки слились в одну; нет никакого следа углового отростка для нижней фасетки и второй пястной.

Нижняя сторона в точности соответствует запястной поверхности средней пястной, рис. 24; задний край ее отогнут немного книзу, что представляет собой остаток значительной изогнутости, наблюдаемой на нижней стороне magnum палеотериев (O. F., тб. 132, рис. 19, 20 [здесь рис. 29]) и тапира.

Задний край этой поверхности, образующий вершину треугольника, у анхитерия довольно узок; у лошадей же, как это видно из промеров, он чрезвычайно расширен.



[Рис. 37. Os magnum *Palaeotherium medium* сверху]
[*a* — фасетка для scaphoideum; *b* — фасетка для lunatum]

Вопреки подчеркнутому нами большому отличию от os magnum палеотериев, внимательное изучение кости легко показывает, что хотя os magnum анхитерия и кажется на первый взгляд совершенно отличной, в основном она представляет лишь видоизменение magnum палеотериев, в особенности *Palaeotherium medium*; можно было бы сказать, что magnum анхитерия есть та же кость палеотерия, столь же сильно сжатая или сдавленная сверху вниз, как последняя — с боков. Проанализируем немного эти основные формы. Верхняя сторона (O. F., тб. 132, рис. 23 [здесь рис. 29] и тб. 100, рис. 10 [здесь рис. 37], где задний выступ сломан, но передняя часть в хорошей сохранности) несет две косые фасетки, встречающиеся по середине переднего отдела и образующие гребень; * радиальная, или внутренняя, фасетка, предназначенная для scaphoideum («a» на рис. 10, тб. 100, O. F. [здесь рис. 37], и левая фасетка на рис. 23, тб. 132, O. F. [здесь рис. 29]), немного шире, но более коротка в передне-заднем направлении и не связана с задним выступом magnum; этот перерыв хорошо виден на рисунках 19 и 22, тб. 132, O. F. [здесь рис. 29]; ульнарная, или наружная, фасетка, пред-

* Так как у тапира os magnum сочленяется лишь с одной костью верхнего ряда, со scaphoideum, этот гребень у нее отсутствует, и ее верхняя сторона гладка.

назначенная для сочленения с lunatum (O. F., тб. 100, рис. 10b [здесь рис. 37] и правая фасетка на рис. 23, тб. 132 [здесь рис. 29]), более узкая и соединяется с задним выступом magnum, что видно на рис. 20, тб. 132 [здесь рис. 29]. Мы находим совершенно такое же расположение у анхитерия и лошади, только, в связи со значительным уплощением magnum, две косые фасетки превратились в выемки; но гребень, разделявший их у палеотериев, еще существует. Выемка для scaphoideum также более широка и не соединяется с задним выступом; выемка для lunatum более узка и соединяется с этим выступом. Нижняя сторона magnum палеотерия (O. F., тб. 132, рис. 20 и 24 [здесь рис. 29]), служащая для сочленения с metacarpale III, менее плоска, чем у анхитерия; внутренний палец (II) занимает на ее нижне-радиальном крае относительно бóльшую фасетку, чем другой редуцированный палец анхитерия, который сочленяется с выступом, образуемым костью внутрь, чтобы предоставить всю свою нижнюю сторону среднему пальцу. У палеотерия задняя часть magnum сильно отогнута в виде клюва (тб. 132, рис. 19, 20 [здесь рис. 29]), но весьма ощутительная отогнутость заметна и у анхитерия, а следы этой отогнутости отчетливо видны даже у лошади.

Os magnum	*Palaeotherium crassum*	*Anchitherium*	*Hipparion*	*Equus Burchelli*
Высота впереди	18	13	16	16
Ширина впереди	13	25	31	37
» сзади	7	7	11	15
Высота сзади	30	21	18	16
Передне-задний диаметр	23	26	30	31

Os unciforme (или hamatum). Рис. 1 и 9. Единственный экземпляр unciforme попал в мои руки благодаря счастливой случайности; в Лаборатории Сравнительной Анатомии, разбирая лоток с костями оленей, найденными при прежних раскопках, произведенных в Сансане Лорильяром, и представляющими

лишь остатки отобранной уже коллекции, я обратил внимание на эту маленькую кость. Я думал, что кость эта принадлежит *Palaeomeryx*, очень распространенному в Сансане, и отнес ее к этому роду; лишь значительно позже, увидев, что мне недостает много костей для реконструкции запястья анхитерия, я напряг все усилия, чтобы получить их, и вспомнил своеобразную кость, которую отнес под сомнением к *Palaeomeryx*. Более внимательное изучение и тщательное сравнение с современными и ископаемыми оленями мне показало, что кость эта не может принадлежать парнопалому, и, так как она полностью прилаживалась к частично реконструированному мною запястью, не могло быть никакого сомнения относительно природы этой кости. *

Эта находка была мне крайне полезна, так как unciforme анхитерия, сохраняя все типичные элементы unciforme непарнопалых, по форме своей настолько заметно отличается от соответствующей кости палеотериев и гиппарионов, что нам было бы очень трудно получить о ней точное представление. На рисунках 8, 9 и 10 изображена unciforme *Palaeotherium crassum*, анхитерия и гиппариона; несмотря на отличие в форме, они представляют собой лишь различные модификации одного типа. Сначала мы опишем ее форму у анхитерия.

Верхняя сторона (рис. 9) несет две фасетки для сочленения с костями первого ряда запястья; одна, расположенная на радиальной (внутренней) стороне, довольно маленькая, служит для сочленения с lunatum (рис. 1, uc и рис. 9, ln), а другая, значительно бóльшая, отогнутая на задне-латеральную часть кости, которая у анхитерия образует направленный назад выступ (рис. 9), предназначенный для pyramidale (py).

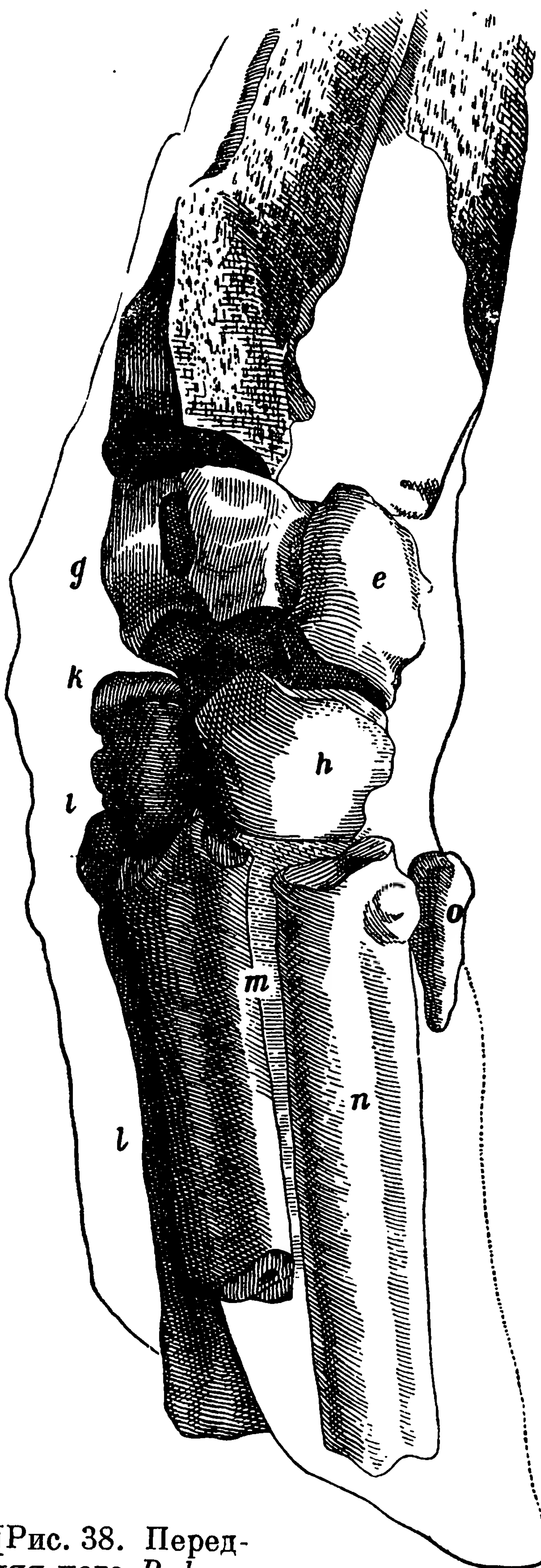
Внутренняя сторона, помимо фасетки для magnum, расположенной на верхнем крае и не представляющей ничего приме-

---

* Позже, в Штутгарте, нашел я еще другой экземпляр этой кости происходящий из миоценовых отложений Штейнгейма.[51]

чательного, несет еще в нижне-радиальном (нижне-внутреннем) углу косой срез, прилаживающийся, как это видно из рисунков 1 и 9, к соответствующей косой фасетке metacarpale III.

Нижняя сторона (рис. 11, 4 m) в точности соответствует поверхности наружной пястной, что можно видеть на рис. 24; она занимает всю нижнюю поверхность unciforme; на задней части той же стороны мы находим еще одну фасетку (рис. 11, 5m), расположенную уже под задним выступом unciforme (рис. 9, 5m); эта фасетка могла служить лишь для сочленения с рудиментарной metacarpale V, которая прикреплялась к unciforme и опиралась, кроме того, на заднюю сторону metacarpale IV; размеры обеих фасеток и облик суставной поверхности в виде вогнутого угла, образованного двумя фасетками (для unciforme — вверху и для metacarpale IV — впереди), позволяют нам предположить, что это был довольно крупный рудимент и



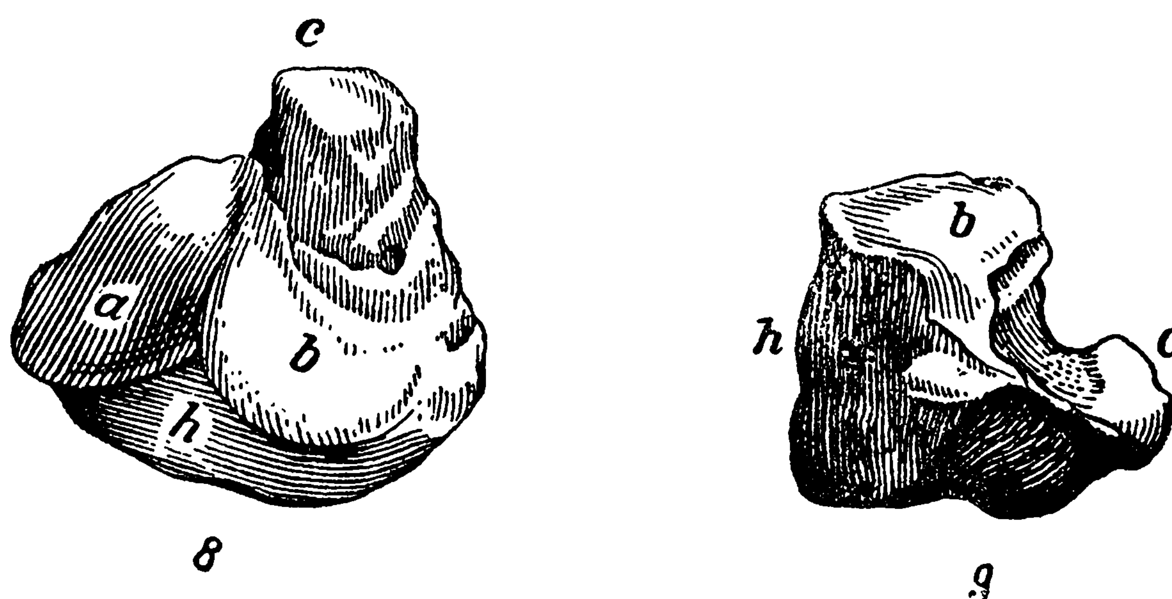
[Рис. 38. Передняя нога *Palaeotherium medium*; объяснение обозначений см. под рис. 31]

что его верхняя головка представляла выступающий угол, который вставлялся в угол, образованный двумя фасетками. Присутствие этой пятой пястной не должно удивлять нас, она имеется и у палеотериев (тб. 100, рис. 1 [здесь рис. 38]); проф. Годри нашел ее соединенной с запястьем и описал в своей превосходной работе об ископаемых из Пикерми (табл. XXXV, рис. 6); у нас она изображена на рис. 15, где в задней части metacarpale IV заметен рудимент metacarpale V (рис. 15, V). В общем, у гиппариона она более редуцирована, чем у анхитерия и палеотериев; она округлой формы и просто, без сочленения с unciforme, примыкает к задней части metacarpale IV. Во всяком случае, пятнадцать экземпляров unciforme, которые я имел возможность рассмотреть у Годри, не обнаружили присутствия фасетки для рудиментарной пятой пястной. Однако на одной unciforme гиппариона, привезенной Годри из Кюкюрона, я нашел отчетливо выраженную фасетку для этой рудиментарной пястной, которая с задней фасеткой четвертой пястной должна была образовать вогнутый угол.

Рассмотрим теперь изменения, которые претерпела unciforme в палеотеро-гиппоидной серии и которые привели ее к форме, знакомой нам у лошади.

Unciforme *Palaeotherium crassum*, изображенная со своей передней стороны на нашем рис. 8 и на рис. 3, 8, 9, тб. 100, О. F. [здесь рис. 31, 39], с верхней стороны отличается от той же кости анхитерия (рис. 9) более значительными размерами фасетки для lunatum (рис. 8 ln и рис. 9 ln) и более резко выраженным гребнем, отделяющим ее от фасетки, предназначенной для pyramidale. Говоря о фасетке lunatum для unciforme, мы уже отметили, что unciforme у непарнопалых служит, главным образом, для передачи тяжести тела наружному пальцу, то легко увидеть на запястьи носорога или тапира; этот последний, обладающий двумя наружными пальцами, имеет и фасетку для lunatum на unciforme, также соответственно бо́льших размеров, чем у носорогов и палеотериев, у которых есть лишь один наруж-

ный палец (4-й). У анхитерия с редукцией четвертого пальца клонится к исчезновению и фасетка unciforme для lunatum; мы находим ее, действительно, столь значительно редуцированной, что можно было бы ожидать у следующего рода, гиппариона, у которого наружный палец настолько редуцирован, что не может уже служить поддерживанию тяжести тела, ее полное



[Рис. 39. Os unciforme *Palaeotherium medium*.
8 — сверху, *9* — с наружной стороны.
a — фасетка для lunatum; *b* — для pyramidale; *c* — задняя бугристость; *h* — часть передней стороны]

исчезновение. Однако при рассмотрении запястья гиппариона мы не только вновь обнаруживаем на его unciforme эту фасетку для lunatum, но следует признать, что она скорее увеличивается в размерах, чем уменьшается. Как объяснить это противоречие высказанному нами взгляду о том, что редукция этой фасетки идет параллельно с редукцией 4-го пальца? Объяснение довольно простое: роль unciforme, которая у всех непарнопалых и даже еще у анхитерия служила для передачи тяжести тела наружному пальцу, как это можно видеть из сравнения рисунков 1 и 15, у гиппариона изменилась; ее фасетка для metacarpale III увеличилась, стала менее косой и unciforme начала служить этому пальцу (3-му), передавая ему все давление, оказываемое на нее костями первого ряда запястья. У лошади unciforme еще больше пригнана к среднему пальцу, уступая

ему для опоры более $^2/_3$ своей нижней стороны. Мы видим, таким образом, что изменения, претерпеваемые unciforme, весьма последовательны и объясняются различием в роли, которую она была призвана выполнять в этих различных ископаемых родах; но так как у гиппариона и лошади почти вся lunatum опирается на magnum, a unciforme передается давление посредством pyramidale, верхняя сторона ее утратила характерный для палеотериев гребень и представляет собой округлую головку, вставляющуюся в углубление pyramidale.

Таким образом, верхняя сторона unciforme анхитерия представляет форму промежуточную между палеотерием, с верхней стороной unciforme, снабженной резко выраженным гребнем (рис. 8), и гиппарионами (рис. 10) и лошадьми, с закругленной поверхностью.

Нижняя сторона unciforme у палеотериев, как это можно видеть на нашем рис. 8, 3m и рис. 3h, тб. 100, О. F. [здесь рис. 31], у нижнерадиального угла своего сильно скошена; у анхитерия этот угол становится более отчетливым и больше отделяется от нижней поверхности (рис. 9, 3m); у гиппариона мы видим, что угол этот увеличивается, скошенность его становится меньшей и metacarpale III, вместо скольжения по unciforme, начинает опираться на эту кость (рис. 15); наконец, у лошади эта усеченность нижне-радиального угла становится настолько горизонтальной, что трудно поверить, что она гомологична косому срезу палеотериев; однако все степени уплощения, подтверждающие ее, у нас налицо, и все фасетки, отмеченные на рисунках 8, 9, 10 одними и теми же буквами, гомологичны друг другу. Нижние поверхности unciforme анхитерия, гиппариона и *Equus Burchelli* представлены на рис. 11, 12 и 5; мы видим, что у гиппариона поверхность 3 m, в связи с увеличением третьего пальца, значительно увеличилась; *Equus Burchelli* делает еще один шаг вперед в этом же направлении: нижняя сторона unciforme поворачивается в задней части своей внутрь, предоставляя еще вторую фасетку metacarpale III (3m), чего мы еще

не видим у гиппариона. Это видоизменение параллельно тому, которому подверглась нижняя сторона trapezoideum (рис. 7, 3m). Промеры, в которых мы указываем ширину фасеток, предоставляемых unciforme 3-му и 4-му пальцам, покажут эти факты с еще большей определенностью.

	Анхитерий	Гиппарион из Пикерми	*Equus Burchelli*
Высота unciforme	23	$19^1/_2$	19
Наибольший диаметр в передне-заднем направлении	25	24	25
Нижняя поверхность, ширина фасеток:			
для средней metacarpale	6	10	14
для metacarpale IV	15	14	11
для metacarpale V (рудиментарной)	6	0	0
еще для средней metacarpale, сзади	0	0	7

Pisiforme (рис. 36). Эта кость у анхитерия отличается от кости палеотериев и полностью сходна с pisiforme лошади, только она у него меньше. Основное отличие, обнаруживаемое pisiforme лошадиных при сравнении с той же костью других непарнопалых, заключается в том, что две фасетки, предназначенные для сочленения с pyramidale и ulna (рис. 36, cu, py), у них отделены друг от друга. У палеотериев (Ost. тб. III), как у тапиров и носорогов, эти две фасетки соединяются, образуя друг с другом почти прямой угол, тогда как у лошадей они разделены и верхняя из них выступает вперед для сочленения с ulna, рис. 36, cu; задняя расположена немного позади и сочленяется с pyramidale (py). Как это видно из рисунка 36, pisiforme анхитерия совершенно гиппоидная· pisiforme гиппариона обнаруживает ту же форму.

ПРЕДПЛЮСНА

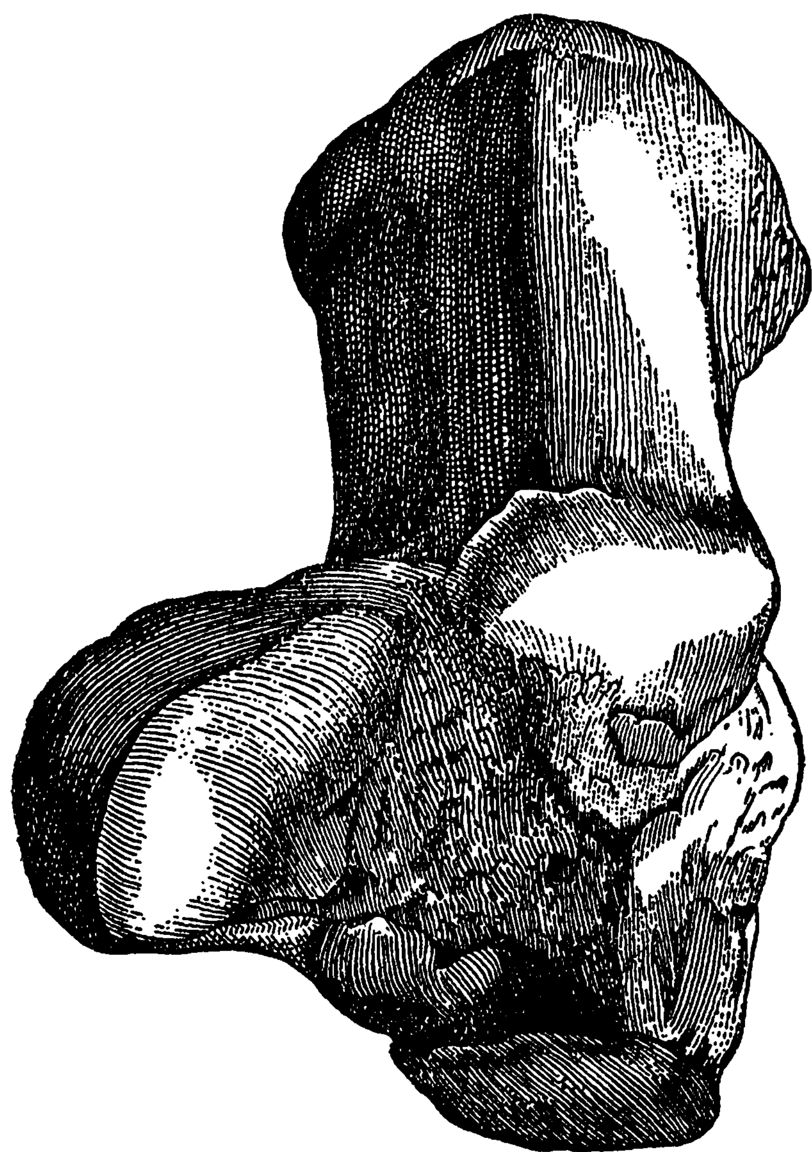
Pes всех копытных обнаруживает всегда более значительную редукцию, чем manus; это в особенности относится к непарно-

палым, которые очень часто на manus имеют большее количество пальцев, чем на pes; так, например, тапиры на передней ноге имеют четыре пальца, а на задней — три; миоценовый носорог (*Aceratherium*)[52] имел также четыре пальца впереди и три сзади; даман (*Hyrax*) имеет даже пять пальцев на manus и лишь три — на pes. В серии парнопалых копытных можно назвать пекаря (*Dicotyles*), который на pes имеет только три пальца, а на manus — четыре; то же можно сказать о некоторых оленях, у которых верхние концы латеральных пальцев развиты значительно больше в передней конечности, чем в задней. Те же соотношения мы находим в костях предплюсны и плюсны анхитерия, и так как род этот обнаруживает столь несомненную тенденцию к современному типу с сильно редуцированными конечностями, то редукция у него означает большее сходство с лошадью; действительно, кости предплюсны и плюсны обнаруживают гораздо большее сходство с теми же костями лошади, чем соответствующие кости передней конечности. Это еще в большей степени относится к гиппариону, предплюсна которого не обнаруживает почти никакого отличия от предплюсны лошадей, а что касается особенностей, якобы найденных Гензелем * у cuboideum, то, при рассмотрении большого количества этих костей, выясняется, что они не существуют. Он был особенно поражен значительной величиной этой cuboideum по сравнению с другими костями, большое количество которых происходило из Кюкюрона. Эта диспропорция не могла ускользнуть от внимания столь точного и опытного наблюдателя, как Гензель, но объясняется она тем, что все гиппарионы из Кюкюрона являются очень мелкими формами; в очень богатой коллекции из этой местности, доставленной раскопками Годри, я не нашел ни одной плюсневой или пястной, которая могла быть сравнима с теми же костями из Пикерми; среди этих последних встречается много таких, которые не уступают по

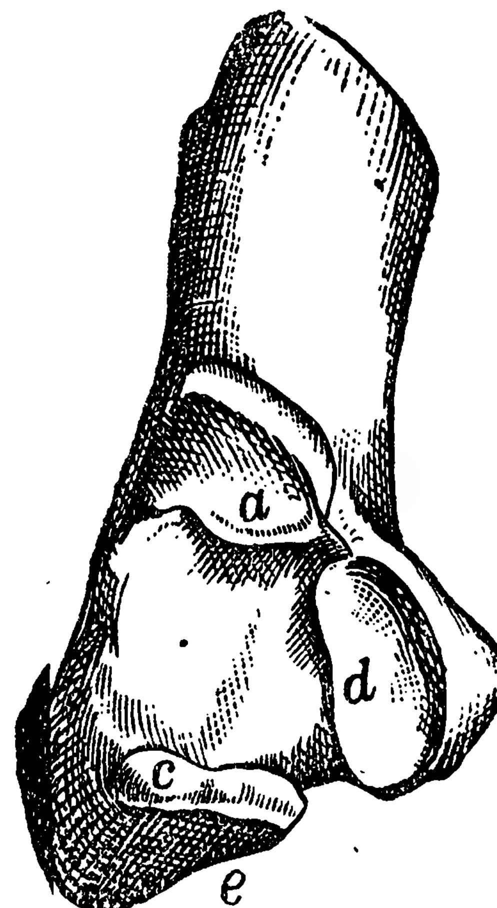
* Hensel, *Hipp. mediterran.* Abh. Berl. Akad., 1860

длине, так же как и по ширине, костям лошадей средней величины.

Calcaneum (рис. 16). Эта кость по своему общему облику обнаруживает замечательное сходство даже у животных,



[Рис. 40. Os calcaneum *Palaeotherium magnum*]

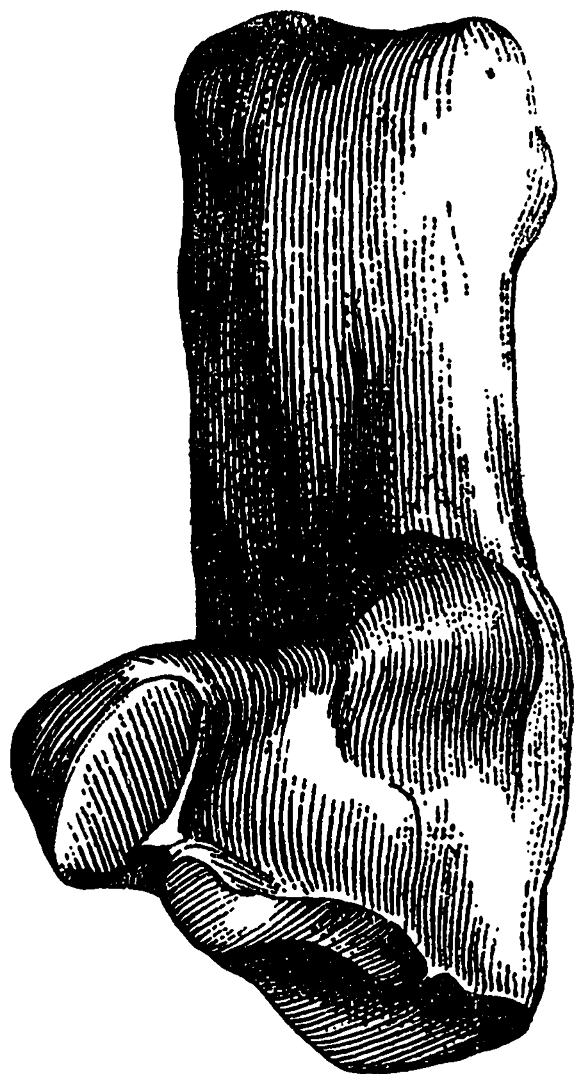


[Рис. 41. Os calcaneum *Palaeotherium medium*: *a*, *d*, *c* — фасетки для astragalus; *e* — фасетка для os cuboideum]

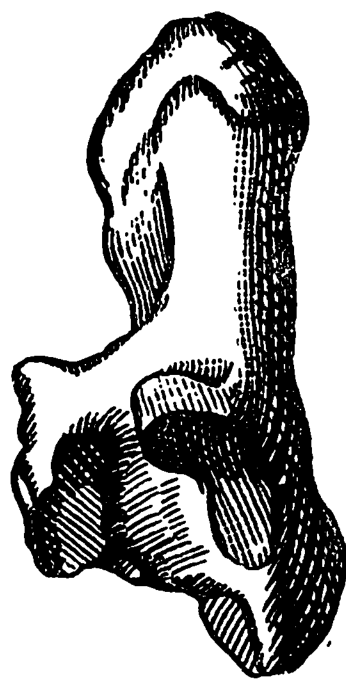
сильно отличающихся друг от друга; поэтому необходимо тщательное изучение, чтобы открыть ее отличия; некоторые из них весьма характерны и весьма постоянны для больших рядов копытных; сначала мы рассмотрим форму кости у анхитерия и затем сравним ее с calcaneum соседних родов.

Как видно из рисунков 16 и 20, calcaneum почти полностью сходна с той же костью лошади, но общая форма ее относительно

более тонкая. Астрагаловая сторона ее обнаруживает слабое отличие, которое имеет определенную ценность при сравнении ее с палеотериями и гиппарионами. Кювье в «Ossements fossiles», говоря о calcaneum лошади, отметил, что ее астрагаловая сторона отличается от той же стороны calcaneum палеотериев присутствием одной дополнительной фасетки, которую она несет на своем наружном крае для сочленения с астрагалом; эта фасетка, говорит он, отсутствует у палеотериев (O. F., тб. 95, рис. 3 [здесь рис. 40], тб. 97, рис. 6 [здесь рис. 41], тб. 120, рис. 4 [здесь рис. 42], тб. 60, рис. 18 [здесь рис. 43]). Анхитерий уже обнаруживает на своей наружной, астрагаловой, фасетке (рис. 16 ln) присутствие язычка, который у гиппарионов достигает полного развития и имеет те же размеры, что и у лошади. Я исследовал более тридцати calcanea анхитерия, но ни разу не находил эту наружную фасетку более развитой, чем та, что представлена на нашем рис. 16. Маленькая фасетка нижнего края (af) напоминает также своей суженной и удлиненной формой соответствующую фасетку палеотериев (см. те же рисунки Кювье); у лошади она более укороченная и широкая, не продолжается внутрь, а занимает лишь нижне-фибулярный или наружный край. Фасетка наружного края calcaneum лошадей сочленяется с соответствующей ей,

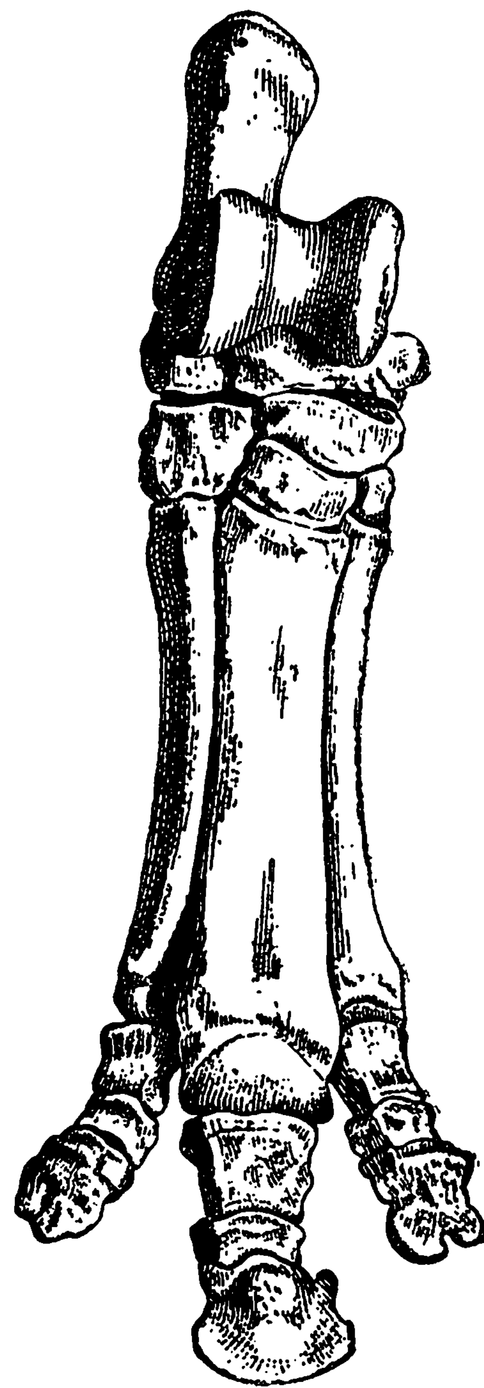


[Рис. 42. Os calcaneum *Palaeotherium indeterminatum*]



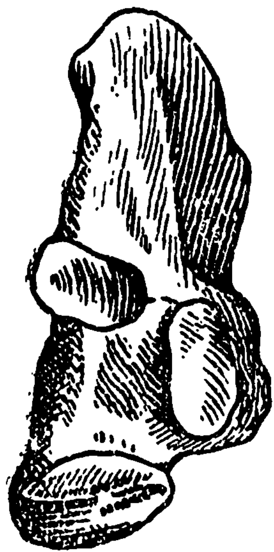
[Рис. 43. Os calcaneum лошади]

расположенной на задне-наружном крае астрагала, фасеткой, которая у анхитериев всегда отсутствует, тогда как у гиппарионов уже появляется. Фасетка для cuboideum обнаруживает также маленькое отличие, обусловленное изменением формы суставной поверхности cuboideum: она у анхитерия более широкая и правильной формы. При сравнении с calcaneum палеотериев мы находим большое отличие в форме processus anterior calcanei; у палеотериев, в особенности у *P. latum* и *P. crassum*, processus anterior усечен почти вертикально к продольной оси кости, чем он напоминает calcaneum плотоядных животных. Усеченность эта хорошо видна на реставрированной ноге, изображенной на рисунке тб. IV Ost. [здесь рис. 44], а также О. F., тб. 120, рис. 4 [здесь рис. 42]. Другие изображения, сделанные в уменьшенном виде, не дают достаточно точного представления об этой характерной усеченности, часто упоминаемой Кювье (например, на стр. 166 V тома). Вследствие этой усеченности, фасетка для cuboideum, занимающая всю нижнюю поверхность processus anterior, становится значительно менее скошенной по отношению к оси calcaneum и может опираться более эффективно на соответственную фасетку cuboideum, которая передает давление наружному пальцу ноги. У анхитерия (рис. 16) processus anterior значительно сильнее выступает вперед, вследствие чего фасетка для cuboideum пяточной кости принимает сильно скошенное по отношению к оси кости положение; эта скошенность становится еще более значительной у



[Рис. 44. Нога *Palaeotherium crassum*]

гиппарионов, у которых processus anterior выступает еще сильнее. *Palaeotherium medium* (O. F., тб. 124, рис. 3 [здесь рис. 41]) и *P. minus* скошенностью фасетки для cuboideum и выступанием processus anterior calcanei отличаются от типичных палеотериев и обнаруживают сходство с гиппоидным типом. Форма этой фасетки для cuboideum у палеотериев запечатлена на соответствующей ей фасетке cuboideum (рис. 18 cl и O. F., тб. 95, рис. 3 [здесь рис. 40], тб. 99, рис. 3 [здесь рис. 45]): она полулунная, без бороздки посредине; анхитерий по форме этой фасетки отличается от палеотериев и приближается к лошади; передняя часть ее сильно расширена по сравнению с задней, отвечая соотношению одного к двум (рис. 17 c); то же наблюдается у гиппариона и *Equus Burchelli* (рис. 19 c).



[Рис. 45. Os calcaneum *Palaeotherium minus*]

CALCANEUM

Наибольшая длина	89
Толщина спереди, поперек внутренней астрагаловой фасетки	38
Толщина посередине	15
Толщина сзади	25
Высота у наружного выступа вставляющегося в ямку астрагала	41
Длина фасетки для cuboideum	25

Астрагал (тб. I, рис. без номера, под рис. 36, и тб. II, рис. 14, 20)*. Эта кость одна из наиболее важных для определения родственных связей копытных, и форма ее всегда указывает точно: к серии парнопалых или непарнопалых относится животное; в первом случае два конца астрагала имеют почти оди-

* Рисунок астрагала, изображенного с задней стороны на тб. I, не несет номера; я вынужден поэтому ссылаться просто на тб. I; читатель будет помнить, что эта ссылка относится к рисунку астрагала, помещенному на этой таблице.

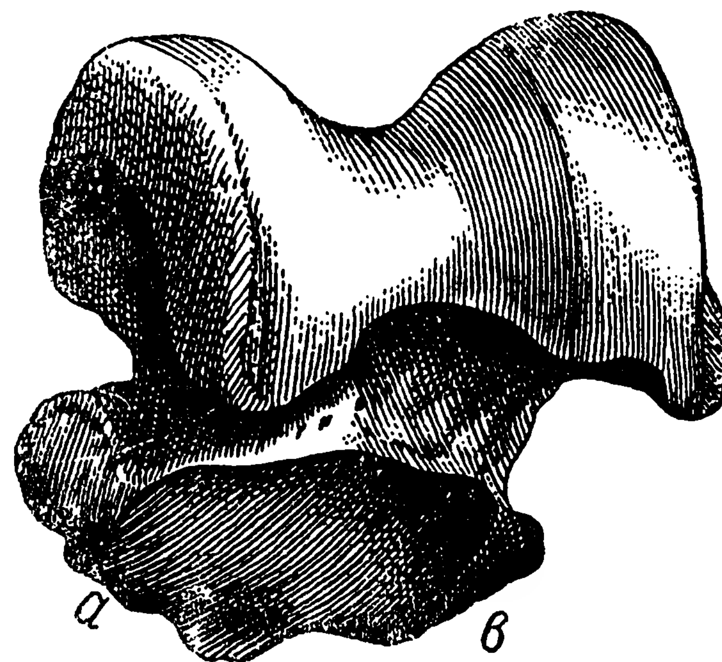
наковую форму, т. е. один блок наверху — для tibia, и другой внизу — для scaphoideum и cuboideum. У всех непарнопалых существует лишь один блок — на верхнем конце; нижний конец всегда усечен вертикально по отношению к оси кости и несет более или менее плоскую поверхность для сочленения со scaphoideum и cuboideum или лишь со scaphoideum. Ввиду важности астрагала, он требует серьезного исследования и подробного сравнения с той же костью других непарнопалых, в особенности родов, которые находятся в родственных отношениях с анхитерием. Как видно из рисунков 20 и табл. 1, астрагал анхитерия обнаруживает большое сходство с астрагалом лошади, чего можно было ожидать, принимая во внимание более значительную редукцию его предплюсны; тем не менее, он несет еще некоторые слабые следы, перешедшие к нему от его прямых предков — от палеотериев, в особенности от *Palaeotherium medium*. Тибиальный блок (рис. 20) очень мало отличается от такового лошади и довольно заметно отличается от той же части астрагала палеотериев. У непарнопалых, у которых tibia и fibula хорошо развиты, астрагал, сочленяющийся с обеими этими костями, пропорционально более широк, а блок его менее высок. С редукцией fibula астрагал становится более узким; но так как редукция fibula у непарнопалых идет параллельно с редукцией боковых пальцев ноги, астрагал подвергается изменению, обеспечивающему более прочное сочленение с tibia; блок его, одновременно с сужением, становится более высоким и вставляется более глубоко в соответствующие две выемки нижнего конца tibia. Чтобы нагляднее показать это увеличение высоты блока астрагала в связи с редукцией боковых пальцев, мы дадим промеры ширины блока астрагала в соотношении с его высотой, и цифры эти установят факт, что высота тибиального блока астрагала становится более значительной с редукцией латеральных пальцев. Для измерения ширины блока нужно установить ножки циркуля на двух выступающих гребнях блока, но не снаружи, так как утолщение,

которому подвергаются эти края в разных родах, делает промеры блока, в сущности говоря, неточными. Для выражения высоты блока я даю два промера: один, взятый на тибиальной (внутренней) стороне, от бороздки, расположенной на верху внутренней фасетки для calcaneum (тб. I, ci),до вершины блока (изнутри); другой — на фибулярной (наружной стороне), от выпуклости, расположенной около язычка для calcaneum (табл. 1), до вершины блока (наружная сторона).

Астрагал	*Paloplotherium minus*	*Palaeotherium crassum*	*Palaeotherium magnum*	*Anchitherium*	*Hipparion* (Пикерми)	*Equus Burchelli*	Лошадь
Наибольшая поперечная ширина предплюсневой стороны	15	29	45	34	43	46	58
Передне-задняя ширина	11	20	33	24	32	31	40
Ширина блока, измеренная на вершинах гребней, посередине	11½	28	42½	24	27	26	37
Высота блока (внутренняя сторона)	13	22	35	30	40	39	49
Высота блока (наружная сторона)	10	20	34	25	34	34	43
Ширина фасетки для cuboideum		6 ½	12	8	8½	8	8½
Длина фасетки для cuboideum		20	33	15	15	15	12

Из этой таблицы следует, что высота тибиального блока у палеотериев меньше, чем ширина его, но, начиная от анхитерия, соотношения становятся обратными, и высота блока уже превышает ширину. *Paloplotherium minus*,[53] у которого латеральные пальцы сильно редуцированы, высотой блока своего астрагала приближается к лошади.

Пяточная сторона (табл. I) астрагала несет три фасетки для сочленения с calcaneum; четвертая фасетка наружного края, наблюдаемая у лошадей и гиппарионов, не имеется ни у палеотериев, ни у анхитерия. Как я уже говорил при рассмотрении соответствующей фасетки calcaneum, зачаток этой фасетки появляется в форме язычка, наблюдаемого также на астрагале (табл. I, 1с). Этот язычок существует и на обеих костях *Paloplotherium minus*. У гиппариона этот язычок имеет уже форму узкой фасетки, занимающей почти весь наружный край пяточной поверхности астрагала.

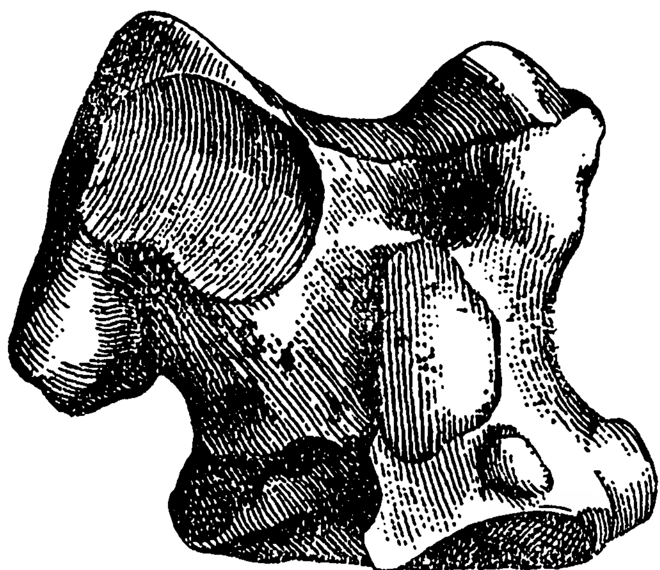


[Рис. 46. Astragalus *Paloplotherium minus*]

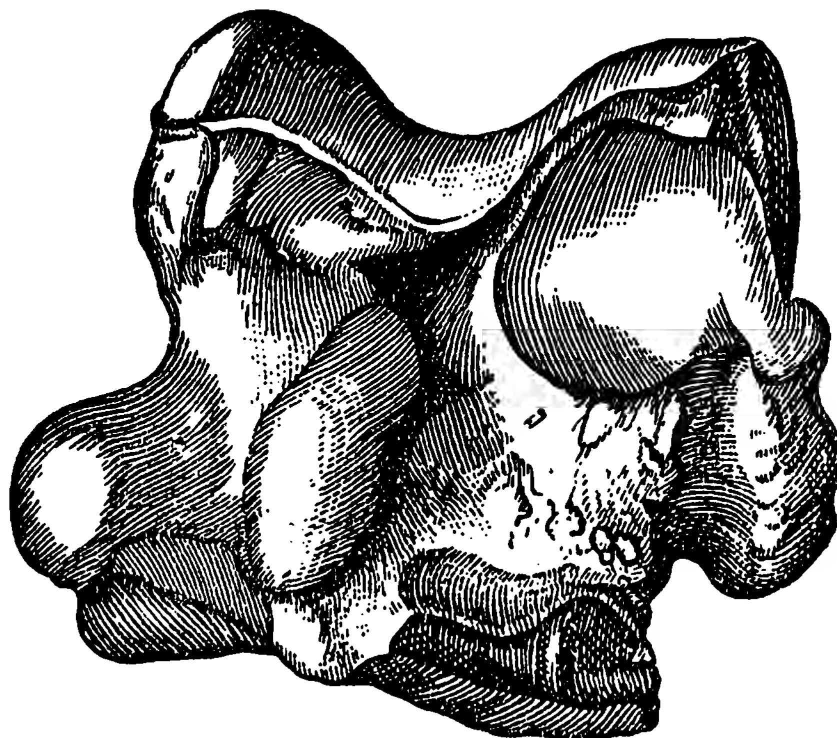
[*a* — фасетка для scaphoideum; *b* — фасетка для cuboideum]

Продолговатая внутренняя фасетка (табл. I, ci) также отличается от таковой палеотериев и приближается к фасетке лошадей. У палеотериев она не достигает нижнего края кости и остается отделенной от этого края интервалом в 3—4 мм (О. F., тб. 96, 120, рис. 10, тб. 135, рис. 3 [здесь рис. 46, 47, 48]). У анхитерия эта продолговатая фасетка тянется до предплюсневой поверхности (табл. I, ci), у лошади это удлинение выражено еще резче: фасетка часто выходит за пределы астрагала и продолжается на scaphoideum. Нужно отметить, что *Palaeotherium medium* в отношении этого мелкого признака отличается от других видов: внутренняя фасетка для calcaneum его астрагала похожа на таковую лошади (О. F., тб. 121, рис. 8[здесь рис. 49]). Вследствие сужения астрагала у анхитерия и у лошадей, две фасетки для calcaneum значительно больше сближены между собой, чем гомологичные им фасетки у палеотериев.

Предплюсневая сторона (рис. 14). Эта сторона астрагала, несмотря на несколько отличающийся облик, обу-

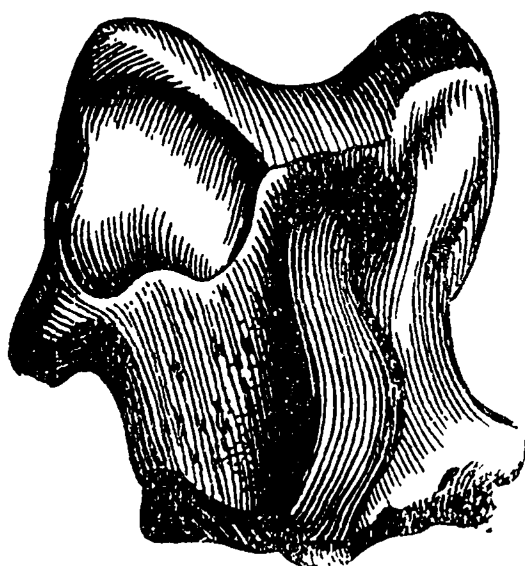


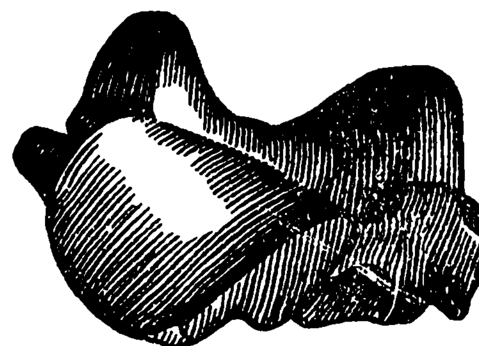
[Рис. 47. Astragalus *Palaeotherium indeterminatum*]



[Рис. 48. Astragalus *Palaeotherium magnum*]

словленный отсутствием глубокой бороздки, развитой у лошади (O. F., тб. 60, рис. 22 [здесь рис. 50]), обнаруживает очень

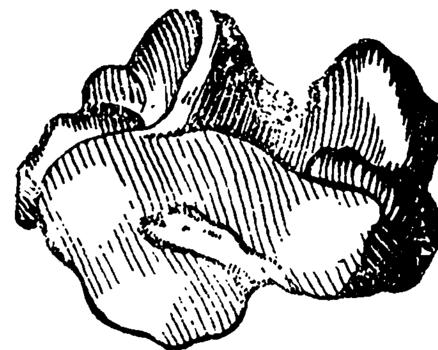




[Рис. 49. Astragalus *Palaeotherium medium*; справа — предплюсневая сторона кости]

мало отличий от той же стороны астрагала лошади. Я рассмотрел более сорока астрагалов анхитерия, не найдя ни одной кости, обнаруживающей присутствие этой характерной борозд-

ки: вся предплюсневая поверхность всегда равномерно гладка. Лишь на двух астрагалах мне удалось подметить на месте, где у лошадей расположена бороздка, присутствие слабой шероховатости. У гиппариона на предплюсневой стороне астрагала представлена та же бороздка, что и у лошади; я ее ни разу не видел у палеотериев. Присутствие этой бороздки, занятой связкой, указывает на меньшую подвижность костей предплюсны. На наружном крае предплюсневой стороны астрагала видна еще одна треугольная фасетка (рис. 14, cu), которая не присутствует более в общем плане этой стороны, но представляет собой довольно значительную скошенность; мы вновь встречаем эту треугольную и косую фасетку у лошадей. Каково значение этой фасетки?


[Рис. 50. Astragalus лошади]

Если мы рассмотрим ту же сторону астрагала у палеотериев (рис. 13), тапиров и носорогов, то увидим, что она разделена на две неравные части довольно слабым гребнем, пересекающим в передне-заднем направлении всю предплюсневую сторону астрагала и образующим, таким образом, две фасетки; наружная, меньшая (рис. 13, cu), занимающая у носорогов одну треть предплюсневой стороны, у палеотериев — чуть меньше трети, служит для сочленения с cuboideum, внутренняя и бóльшая (sc) сочленяется со scaphoideum. Помимо нашего изображения, можно сравнить рисунки тб. 120, 121, О. F. [здесь рис. 47, 49 справа]; Блэнвилль не дает изображения предплюсневой поверхности, но на рисунке реставрированной ноги палеотериев (табл. IV [здесь рис. 44]) хорошо виден гребень, разделяющий две фасетки.

Так как у всех непарнопалых копытных астрагал является единственной костью предплюсны, служащей для передачи всей тяжести тела пальцам ноги, то он предоставляет, но ненепосредственно, а через scaphoideum и cuboideum, фасетки

всем трем пальцам; с помощью scaphoideum он передает тяжесть тела среднему и внутреннему пальцам; большая фасетка для cuboideum служит для передачи этой тяжести наружному пальцу. Вследствие этого, у непарнопалых, которые имеют полностью развитые три пальца ноги, астрагал на своей предплюсневой стороне несет большую фасетку для cuboideum, занимающую всю передне-заднюю глубину кости и треть ее ширины; * остальная поверхность занята фасеткой для scaphoideum. Но с редукцией боковых пальцев тяжесть тела начинает поддерживаться, в основном, средней плюсневой, и, как следствие этого изменения, часть scaphoideum, соответствующая третьей cuneiforme (и через нее metacarpale III), как это мы увидим ниже, при рассмотрении этой кости, начинает расширяться и оттеснять cuboideum и cuneiforme II; с расширением же scaphoideum фасетка для scaphoideum астрагала также расширяется, оттесняя фасетку для cuboideum, которая, вследствие редукции наружного пальца, должна выполнять уже лишь второстепенную роль. Так, у палоплотериев (*Palaeo-*

---

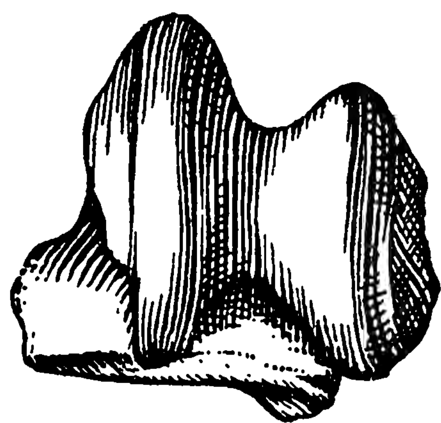
* У *Hyrax*, имеющего три пальца на задней ноге, астрагал несет лишь одну цельную фасетку для scaphoideum (cuboideum сочленяется целиком с calcaneum), но зато он настолько скручен и отогнут к своей шейке, что передает тяжесть тела непосредственно пяточной кости, которая посредством cuboideum передает ее наружному пальцу (четвертому). У *Macrauchenia*, несмотря на большое развитие трех пальцев, астрагал сочленяется лишь со scaphoideum и служит, вследствие этого, для передачи тяжести тела только третьему и второму пальцам; у него нет фасетки для cuboideum, что как будто противоречит сказанному мной в тексте; но не следует забывать, что *Macrauchenia*[54] является единственным непарнопалым, fibula которого обнаруживает фасетку для calcaneum; таким путем тяжесть тела передается наружному пальцу посредством fibula, calcaneum и cuboideum. К тому же сравнивать ногу типичного непарнопалого с ногой *Hyrax* я решаюсь лишь с определенной осторожностью, ибо животное это совершенно стопоходящее, а не пальцеходящее, как это можно было бы предположить по изображениям его скелета в «Ossements fossiles».

therium minus * Cuvier) боковые пальцы более редуцированы, чем у типичных палеотериев, вследствие чего фасетка для cuboideum на астрагале уменьшается и не появляется больше на переднем крае, занятом целиком scaphoideum; у анхитерия, с еще более значительной редукцией боковых пальцев, фасетка для cuboideum на астрагале также сильно редуцирована: она появляется в виде треугольника на наружном крае предплюсневой поверхности (рис. 14 cu) и становится немного скошенной; у гиппарионов и у лошадей она относительно еще больше уменьшается и становится настолько скошенной, что не может уже более предоставить точку опоры cuboideum и остается лишь как след признака, который был сильно развит у предков, как рудиментарный признак. Можно видеть в таблице, приведенной выше, что постепенная редукция этой фасетки идет параллельно с редукцией боковых пальцев. Задний край предплюсневой поверхности астрагала (рис. 14) у анхитерия несет резко выраженный выступ, вставляющийся в соответствующую выемку (рис. 17, da) scaphoideum; этот признак более развитым мы находим у лошадей (рис. 19, da), тогда как у палеотериев он присутствует в виде довольно слабого зачатка.

Рассматривая блок, представляющий верхнюю часть астрагала непарнопалых, мы замечаем, что внутренняя половина этого блока у палеотериев не достигает предплюсневой поверхности кости, а, как это видно на всех рисунках Остеографии и О. F. (тб. 96, 97, 99, 120, 135 [здесь рис. 45, 46, 47, 48]), останавливается на расстоянии 6 мм (*Palaeotherium crassum*) или 9 мм

* *Paloplotherium minus* из Парижа, описанный Кювье под именем *Palaeotherium minus*, является типом рода, но существует много неописанных видов, достигающих большей величины, как, например, *Paloplotherium annectens* Ow., и *Paloplotherium codiciense* Gaudry. По рукописному каталогу Бравара, *Paloplotherium Owenii*, доставленный из Дебрюжа,[55] имел такие же размеры, как *Palaeotherium medium*. Крупные палоплотерии имеются также в Граве, как это подтверждается несколькими зубами из этой местности, хранящимися в Лаборатории Сравнительной Анатомии.

(*P. magnum*) от этой стороны, тогда как у лошадей внутренняя половина тибиального блока нависает над предплюсневой стороной астрагала. Анхитерий по этому мелкому признаку приближается к лошади,* хотя внутренний блок его астрагала не достигает пока этого нависания над предплюсневой стороной, которое мы наблюдаем на астрагале лошади. Чтобы получить представление об этом различии, достаточно сравнить рис. 9, тб. 60, О. F. [здесь рис. 51] с рисунками, упомянутыми выше. Таким образом, не может быть сомнения в том, что астрагал анхитерия занимает промежуточное положение между астрагалами палеотериев и лошадей. Нужно отметить, что *Palaeotherium medium* (О. F., тб. 121 [здесь рис. 49]) по этому признаку отличается от других палеотериев и походит на анхитерия, представляя, таким образом, первый этап на пути превращения палеотерия в лошадь.



[Рис. 51. Astragalus лошади]

Каждый палеонтолог знает, что при рассмотрении правого астрагала мы видим его тибиальный блок направленным направо, тогда как его предплюсневая сторона направлена налево, и наоборот; у непарнопалых, не утративших еще шейки астрагала (как утрачена она у лошадей, вследствие нависания тибиального блока над предплюсневой стороной астрагала), можно сказать, что кость скручена на этой шейке в противоположную сторону, что ясно видно на всех изображениях, даваемых Кювье и Блэнвиллем; признак этот особенно резко

* Профессору О. Фраас (Fauna v. Steinheim, стр. 28) показалось возможным подметить в этой части астрагала палеотериевые признаки; исследование более сорока астрагалов анхитерия мне показало, что некоторые из них приближаются к лошадям, другие — обнаруживают более палеотериевые признаки; я имел уже возможность отметить, что среди большого количества костей анхитерия некоторые обнаруживают больше гиппоидных черт, чем другие.

выражен на астрагале, изображенном на рис. 9, тб. 96, О. F. [здесь рис. 46] и своей скошенностью похожем почти на астрагал плотоядных (О. F.,V, стр. 129). Эта скошенность зависит от распределения тяжести тела в трехпалой ноге и, с редукцией боковых пальцев, исчезает: она лишь очень слабо выражена у анхитерия (рис. 20) и еще слабее у гиппарионов и лошадей. Я исследовал большое количество астрагалов и пришел к убеждению, что скошенность эта весьма заметна, хотя и трудно сделать ее ощутимой с помощью промеров; в этом можно убедиться при рассмотрении рисунков Блэнвилля (Ost., тб. IV и VII) или таблиц Кювье.

Scaphoideum предплюсны (рис. 17, s). Эта кость у анхитерия обнаруживает очень любопытные признаки; подробное изучение настолько ясно показывает промежуточное положение этой кости между палеотериями и лошадьми, что каждый беспристрастный наблюдатель должен убедиться в невозможности объяснить эти переходы иначе, как прямым родством с палеотериями.

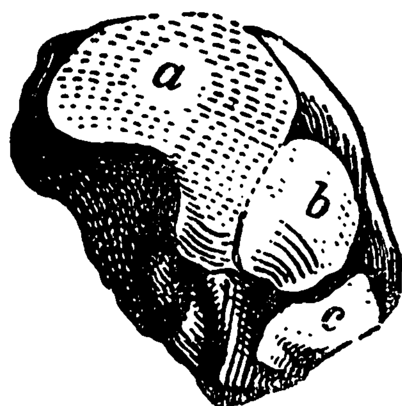
Я не буду заниматься бесполезными описаниями формы scaphoideum; можно получить более ясное представление о ней, рассматривая рис. 17, на котором она изображена сверху, с астрагаловой стороны, и рис. 33 с изображением ее предплюсневой стороны. Астрагаловая сторона scaphoideum представляет собой гладкую правильную поверхность с легкой шероховатостью на месте, где у лошади расположена большая бороздка (рис. 19, *Equus Burchelli*). Форма ее настолько промежуточна между палеотериями (рис. 18 s) и лошадьми, что гораздо полезнее сравнивать ее с астрагаловой стороной scaphoideum этих форм. Рисунки 17, 18 и 19 изображают связанные scaphoideum и cuboideum *Palaeotherium crassum*, анхитерия и *Equus Burchelli* с их астрагаловой или проксимальной стороны. Форма этой стороны у палеотериев приблизительно прямоугольная и занимает почти такую же поверхность, что и сторона cuboideum. С редукцией второго и четвертого пальцев и расширением

средней плюсневой (3^d), у анхитерия scaphoideum (или, как я стараюсь установить ниже, ее часть, соответствующая большому cuneiforme) становится шире и стремится оттеснить cuboideum, который уменьшается пропорционально редукции четвертого пальца, исключается почти с переднего края предплюсны и оттесняется на задне-наружную ее окружность; вследствие этого расширения scaphoideum, тибиальная сторона ее теряет прямоугольную форму, обнаруживаемую ею у палеотерия (рис. 18), и, как это подтверждается данными нашей таблицы измерений, становится гораздо более широкой спереди, чем сзади (рис. 17, s). Одновременно, на заднем крае scaphoideum, который у палеотериев (за исключением *P. medium*) совершенно ровный, появляется углубление (рис. 17 и 19, da), выраженное гораздо резче у гиппарионов и у лошадей. Это углубление, первые признаки которого появляются у *Palaeotherium medium*, служит для помещения выступа заднего края астрагала (рис. 14), являющегося, со своей стороны, следствием удлинения внутренней фасетки для calcaneum (рис. табл. I, ci). Это вхождение астрагалового выступа, сильно увеличивающегося у лошади, во впадину scaphoideum, соответственно очень глубокую, обеспечивает бóльшую прочность и неподвижность предплюсны,— прочность, в высшей степени необходимую для лошади, у которой малейшая слабость в сочленении предплюсны, расположенной на высокой колонне единственной третьей плюсневой, приводила бы неизменно к роковому вывиху.

Наружная сторона scaphoideum, соприкасающаяся с cuboideum, в своей передней части не обнаруживает присутствия фасетки для этой последней. Гензель (стр. 38) настаивал на отсутствии ее у гиппарионов и присутствии у лошади; однако, рассматривая большую серию предплюсен из Пикерми и Кюкюрона, я находил несколько раз эту фасетку отчетливо выраженной. Она отсутствует у некоторых палеотериев, но *Paloplotherium minus* несет ее постоянно, в чем я убедился при рассмотрении большого количества предплюсневых костей этого

рода, доставленных из Дебрюжа[55]. Задняя часть наружной стороны несет косую фасетку для отростка cuboideum (рис. 33, cu), который вставляется в виде клина между scaphoideum и 3-й cuneiforme; эта фасетка присутствует у всех палеотериев, так же как и у лошадей.

Нижняя сторона scaphoideum (рис. 33). Она служит для сочленения трех cuneiformia, несущих два внутренних пальца (третий и второй); величина каждой из ее фасеток соответствует значению пальца, который она предназначена нести. Форма ее и относительная величина фасеток будет более



[Рис. 52. Нижняя поверхность os scaphoideum *Palaeotherium medium*]

[*a* — фасетка для cuneiforme III; *b* — фасетка для cuneiforme II; *c* — фасетка для cuneiforme I]



[Рис. 53. Нижняя сторона os scaphoideum *Palaeotherium latum*]

ясна, если мы рассмотрим эту сторону, сравнивая ее с той же стороной палеотериев. Изображение нижней стороны scaphoideum палеотерия см. на рис. О. F., тб. 97, рис. 7, тб. 120, рис. 12, тб. 142, рис. 7 [здесь рис. 52 и 53]; однако даже наш рисунок 21, изображающий две cuneiformia (большую, или третью, и вторую, или mesocuneiforme) с их предплюсневой стороны, может дать нам приблизительное представление об этой стороне. На рисунках 7, тб. 142 и 12, тб. 120, О. F. [здесь рис. 53] представлены большая основная фасетка полулунной формы для большой cuneiforme, несущей основной палец ноги, среднюю

плюсневую, затем (на рис. 7, тб. 142 [здесь рис. 53]) другая довольно значительная фасетка для второй cuneiforme (mesocuneiforme), несущей второй или внутренний палец, наконец, третья, маленькая фасетка, для первой cuneiforme, не несущей пальца и поэтому незначительной. Если мы сравним с этим рисунком наш рис. 33, то увидим, что фасетка для большой cuneiforme (рис. 33, 3 c), с расширением среднего пальца, чрезвычайно увеличилась; она совершенно оттиснула фасетку для второй cuneiforme (2 c) на внутреннюю часть scaphoideum; эта вторая cuneiforme, несущая у анхитерия второй, сильно редуцированный палец, в заметной степени утратила свое значение. * Позади видна еще одна маленькая фасетка для первой cuneiforme (рис. 33, 1c), помогающей нести второй палец. Фасетка cu соответствует вклинивающемуся между scaphoideum и третьей cuneiforme отростку cuboideum. Scaphoideum *Palaeotherium medium* (O. F., тб. 97, рис. 7 [здесь рис. 52]) может рассматриваться как переходный между этими двумя scaphoidea, столь различными по относительной величине фасеток, предоставляемых ими двум cuneiformia. Мы видим на этом рисунке, что фасетка *a*, предназначенная для большой или третьей cuneiforme, достигла соответственно бо́льших размеров, чем та же фасетка на рис. 7, тб. 142 [здесь рис. 53]; она стремится уже к оттеснению фасетки *b*, предназначенной для второй cuneiforme, так как у этого вида средний палец развит больше, чем боковые пальцы, обнаруживающие уже определенную редукцию. Фасетка *c* для первой cuneiforme не имеет значения, так как кость эта не несет пальца.

---

* Развитие передне-внутреннего края фасетки для большой cuneiforme настолько значительно, что, оттесняя фасетку для второй cuneiforme, она вынудила эту кость изменить положение, которое она занимала у палеотериев; ось ее вместо того, чтобы быть почти параллельной оси большой cuneiforme (рис. 21) и оси тела, становится почти поперечной, образуя прямой угол с этой последней.

Scaphoideum	*Palaeotherium crassum*	*Palaeotherium latum*	*Palaeotherium indetermina-tum*	*Palaeotherium medium*	*Anchitherium*	*Hipparion (Pikermi)*	*Equus Burchelli*
Поперечная ширина scaphoideum спереди	18	20	21	18	31	36	45
То же, сзади	18	20	18	14	20	22	26
Передне-задний диаметр . .	22		19	16	$22^1/_2$	26	29
Ширина фасетки для третьей cuneiforme впереди	15		18	14	28	33	42
Ширина фасетки для третьей cuneiforme сзади	6		6	4	7	10	2
Ширина фасетки для второй cuneiforme	7		$7^1/_2$	$5^1/_2$	6	7	8

Большая, или третья, cuneiforme (рис. 23, cn 3). Я видел лишь три экземпляра этой кости (один из них в коллекции Музея), но все три обнаружили довольно своеобразную аномалию: на всех трех большая cuneiforme была сращена со второй или mesocuneiforme, чего никогда нельзя увидеть ни у одних непарнопалых. У тапиров, носорогов и палеотериев все три cuneiformia разделены; у гиппариона и лошади первая cuneiforme (не несущая палец) обычно сращена со второй, или mesocuneiforme (хотя я имел возможность видеть у *Equus Burchelli*, на предплюсне лошади в Галерее Сравнительной Анатомии и у ископаемой лошади из Гренеля все три cuneiformia разделенные), но нет среди непарнопалых ни одного примера таких соотношений, которые обнаруживает анхитерий, т. е. сращения большой cuneiforme со второй или mesocuneiforme.* Я поста-

* Во избежание недоразумения в наименовании cuneiformia, которые разными авторами нумеруются по-разному, я должен предупредить, что всюду в этой работе я начинаю отсчитывать изнутри к срединной оси предплюсны. Первая cuneiforme — самая внутренняя, она не несет пальца

раюсь предложить гипотезу, которая, по-моему, правдоподобно объясняет причину этого столь аномального сращения.

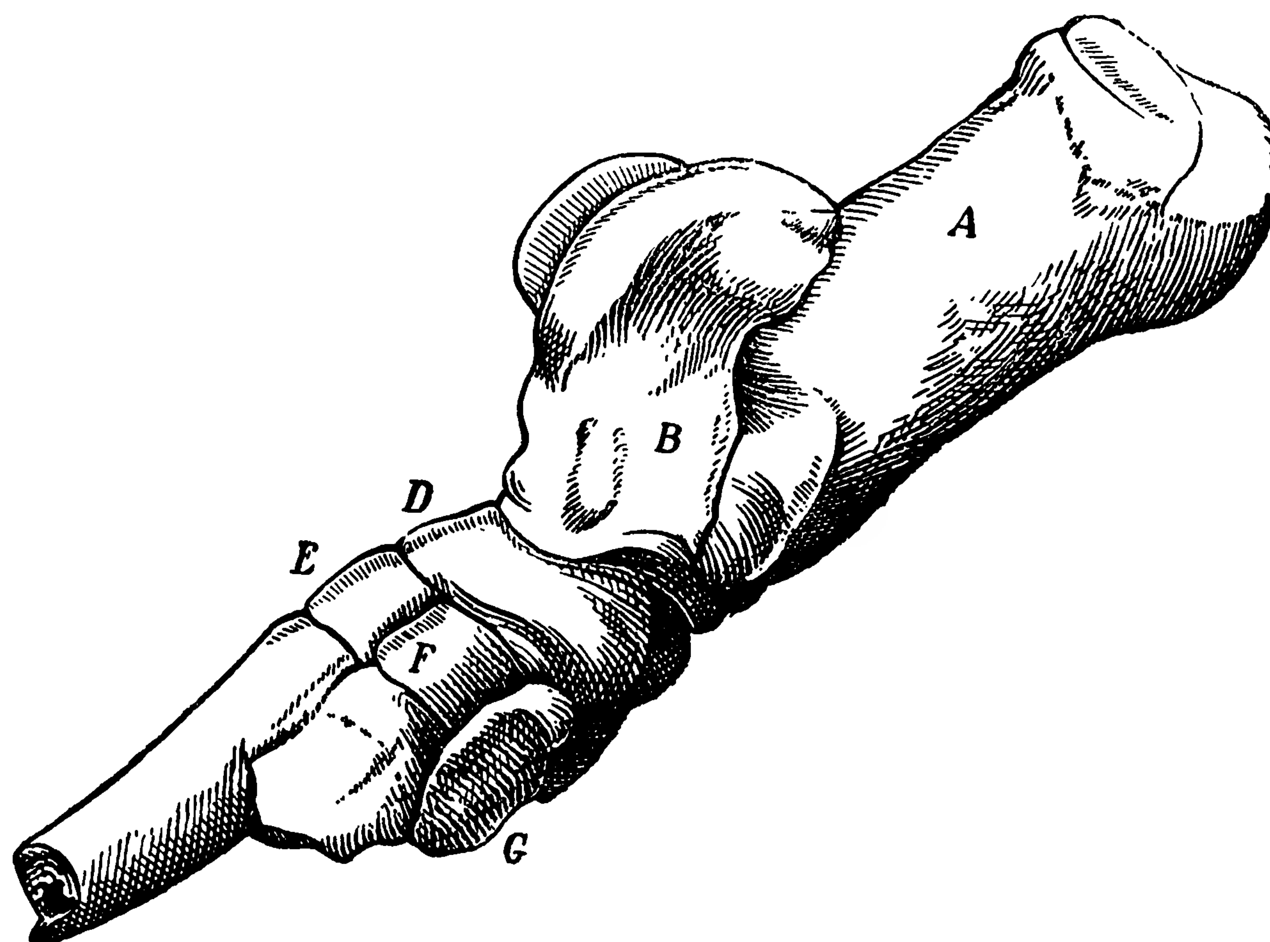
Так как граница между двумя cuneiforme на оригинале видна и отмечена черной чертой на нашем рис. 23, то для того, чтобы лучше описать форму третьей cuneiforme и сравнивать ее с той же костью лошади и палеотериев, я буду рассуждать о ней как об отдельной кости.

Третья cuneiforme *Palaeotherium crassum* изображена своей предплюсневой стороной (рис. 21, cn 3); сравнивая ее с третьей cuneiforme анхитерия (рис. 23, cn 3), мы увидим, что форма в основном остается приблизительно одинаковой; отличие в облике этих двух костей объясняется, главным образом, значительным расширением передней части третьей cuneiforme анхитерия соответственно с расширением средней плюсневой; это расширение становится еще более значительным в третьей cuneiforme *Equus Burchelli* (рис. 22, cn 3), обнаруживающей, кроме того, на задней части кости присутствие еще одной поперечной фасетки (рис. 23 x), которая появляется лишь у современных лошадиных. Я рассмотрел большое количество cuneiforme гиппарионов, но этого поперечного расширения заднего конца обнаружить не смог; я его обычно находил закругленным в виде правильного овала, соответственно закругленной форме заднего края средней плюсневой (рис. 29). Наружный край третьей cuneiforme анхитерия несет две маленькие фасетки: одну, на передней части, для cuboideum, другую, на задней части, в виде косой усеченности ее заднего клюва, для выступа cuboideum, вклинивающегося между большой cuneiforme и scaphoideum.

На внутренней и нижней части клюва третьей cuneiforme у *Palaeotherium crassum* (рис. 21t, 2 m) мы замечаем косой срез, которого нет ни у анхитерия (рис. 23), ни у гиппариона, ни у *Equus Burchelli* (рис. 22); какова роль этого среза и как

и представляет продолговатую фасетку второй плюсневой; следующая mesocuneiforme, или вторая cuneiforme несет вторую плюсневую; большая или третья cuneiforme несет третью или среднюю плюсневую.

объяснить исчезновение его у непарнопалых с редуцированными латеральными пальцами? При рассмотрении цельных ног палеотериев заметно, что внутренний палец возвышается немного над средним и, помимо сочленения со второй cuneiforme, соприкасается спереди с передне-внутренним краем большой cuneiforme (О. F., тб. 97, рис. 2, тб. 99, рис. 1, тб. 142, рис. 1 [здесь рис. 54, 55, 56] и Ost. тб. IV [здесь рис. 44]);

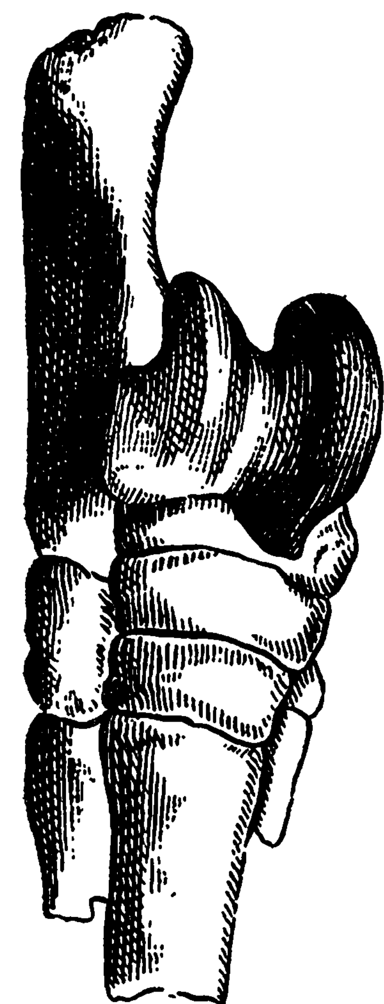


[Рис. 54. Задняя конечность *Palaeotherium medium*]

[*A* — calcaneum; *B* — astragalus; *D* — scaphoideum; *E* — большая cuneiforme третья; *F* — вторая cuneiforme; *G* — первая cuneiforme]

сзади этот палец несет выступ, сочленяющийся с внутренним срезом заднего клюва большой cuneiforme; это та фасетка или тот срез, который виден на рисунке 21t, 2 m. Те же соотношения находим мы вновь у непарнопалых современной эпохи. У тапиров, так же как и у носорогов, вторая плюсневая возвышается немного над третьей, соприкасается впереди с большой или третьей cuneiforme, опирается всей своей шириной на вторую cuneiforme и образует кзади выступ, который сочленяется со срезом третьей cuneiforme, гомологичным таковому

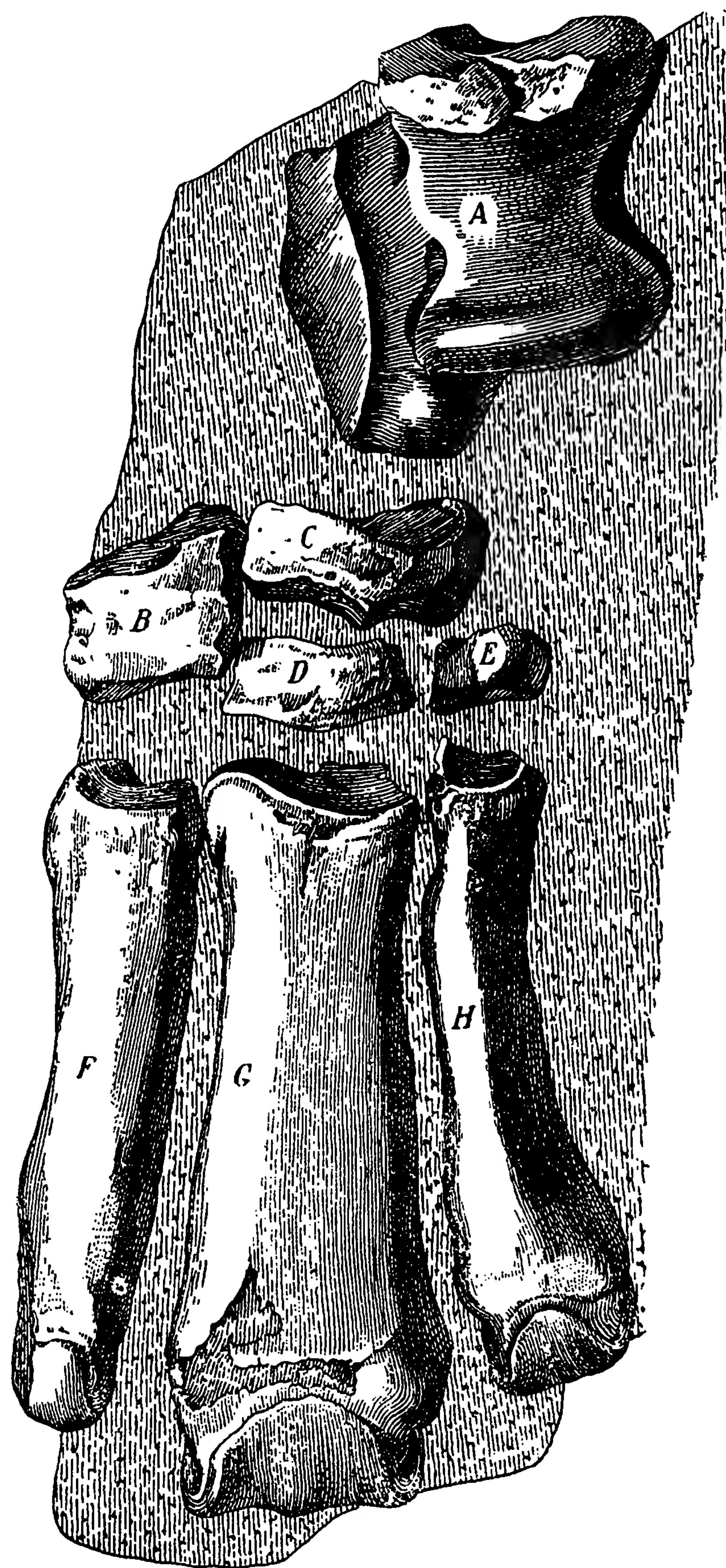
же *Palaeotherium crassum* (рис. 21t, 2 m). У палеотериев, обнаруживающих гиппоидные признаки, с несколько редуцированными боковыми пальцами (*Palaeotherium medium* и *P. minus*), я уже не нахожу этого заднего сочленения второй плюсневой с третьей cuneiforme; у этих видов вторая плюсневая занимает просто фасетку второй cuneiforme и не соприкасается кзади с третьей или большой cuneiforme; таким образом, в связи с определенной редукцией, внутренний палец утратил фасетку, которой обладали роды с более полным развитием этого пальца.



[Рис. 55. Задняя конечность *Paloplotherium minus*]

Я не нахожу более этой фасетки у анхитерия; отсутствует она обычно также и у гиппарионов; однако в большой серии третьей cuneiforme можно всегда найти некоторые экземпляры, которые все еще обнаруживают присутствие ее. Это признак, который еще не совсем утрачен даже лошадьми, хотя появляется он у них, повидимому, довольно редко. Я старался найти данные, обусловливающие его присутствие или отсутствие, но безрезультатно; опытные ветеринары, которых я расспрашивал об этой фасетке, ответили мне, что они ее не замечали; я не нахожу ни одного упоминания о ней в основных трактатах об анатомии лошади. Из тридцати двух предплюсн, рассмотренных мною, эту фасетку для второй плюсневой я обнаружил у одного мула из Галереи Сравнительной Анатомии Ботанического Сада, затем у полуосла и зебры. Присутствие этой фасетки сопровождалось во всех случаях очень слабым развитием внутреннего выступа заднего поперечного расширения плюсневой (рис. 30 x), расширения, характерного для лошадей современной эпохи. Вследствие отсутствия в упомянутых трех случаях этого выступа, вторая плюсневая сильнее продвигалась

внутрь предплюсны и сочленялась с задней частью большой cuneiforme. У палеотериев, носорогов и тапиров большая cuneiforme, помимо того, что одна она несет средний палец, предоставляет, как мы уже отмечали, суставную поверхность второму пальцу; у анхитерия, в связи с непропорциональным расширением средней плюсневой, большой cuneiforme нехватает уже больше для того, чтобы нести средний палец, который расширяется и начинает опираться на соседние предплюсневые кости; этот признак в значительно большей степени развивается у гиппарионов и лошадей.



[Рис. 56. Задняя конечность *Palaeotherium latum*]

[*A* — astragalus, *B* — cuboideum; *C* — scaphoideum; *D* — большая cuneiforme; *E* — вторая cuneiforme; *F* — metatarsale IV; *G* — metatarsale III; *H* — metatarsale II]

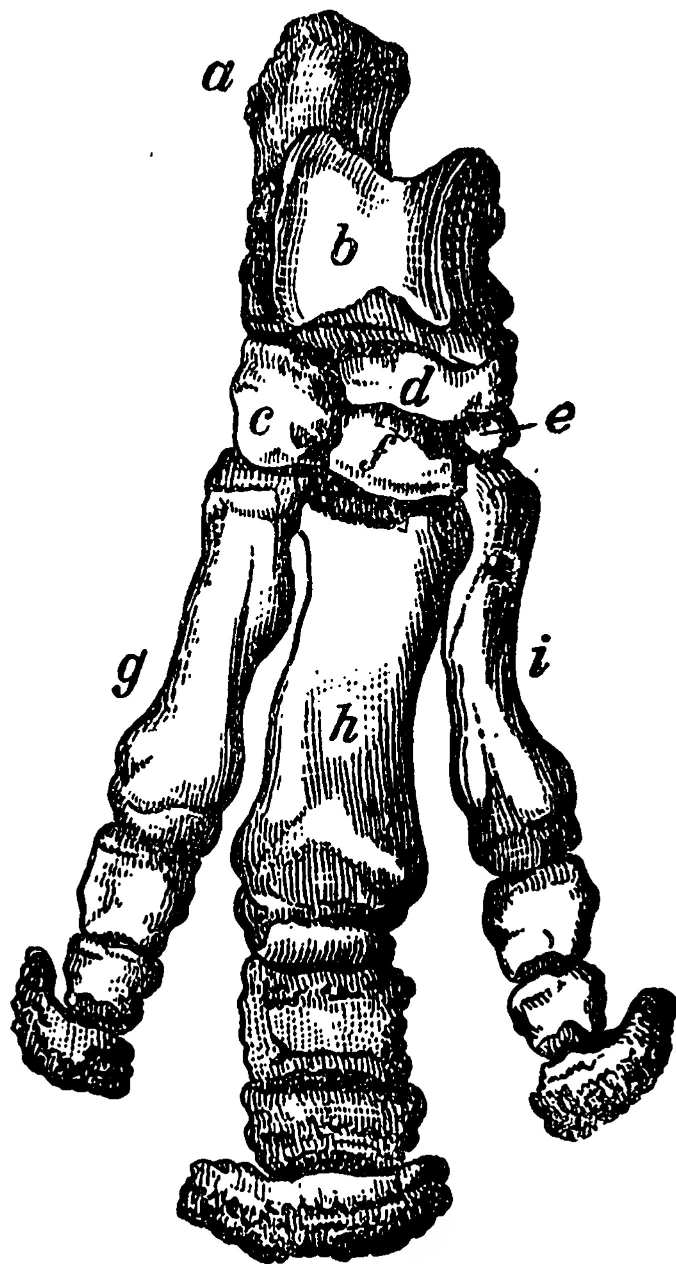
Вторая cineiforme (mesocuneiforme). У анхитерия, как мы уже отметили выше, кость эта сращена с большой cuneiforme, представляя, таким образом, аномальный признак, не наблюдаемый ни у одного существующего ныне или ископаемого непарнопалого. Ее проксимальная (верхняя) сторона имеет овальную форму; она вставляется в соответствующую выемку scaphoideum (рис. 33, 2 c). Внутренний край ее несет

фасетку, служившую, повидимому, для сочленения с первой cuneiforme, которой у нас нет; но существование этой кости подтверждается присутствием отмеченной фасетки второй cuneiforme, так же как и продолговатой фасеткой внутренней плюсневой (рис. 29, 1 с), предназначенной для сочленения с первой cuneiforme.

Прежде чем говорить о предплюсневой стороне второй cuneiforme, рассмотрим эту кость у палеотерия; как видно из рис. 21, cn 2,* она имеет форму почти прямоугольного треугольника, гипотенуза которого примыкает к большой cuneiforme; большой катет образует наружный край, а маленький — задний край. Две стороны, верхняя — для scaphoideum и нижняя — для второй плюсневой, имеют одинаковую форму и ничем не примечательны; последняя целиком занята второй плюсневой, которая немного даже выступает над задним краем и внутренней стороной и причленяется к краю большой cuneiforme (Ost., тб. IV [здесь рис. 44]). У палеотериев, так же как и у непарнопалых современной эпохи, вторая cuneiforme менее высокая, чем третья, и так как она, кроме того, расположена на задней части scaphoideum, которая немного приподнята вверх, между большой и второй cuneiforme образуется разница в уровнях; вследствие этой разницы вторая плюсневая для сочленения со второй cuneiforme должна подняться немного выше соседней кости; и действительно, у всех палеотериев, так же как и у тапиров и носорогов, в предплюсне вторая плюсневая расположена выше третьей (О. F., тб. 43, рис. 4, тб. 66, рис. 4, тб. 99 [здесь рис. 57, 58, 44]).Посмотрим теперь, каковы взаимоотношения тех же костей у анхитерия. Рассматривая предплюсневую сторону обеих сросшихся cuneiformia, мы увидим, что вторая cuneiforme (рис. 23, cn 2) уже не пред-

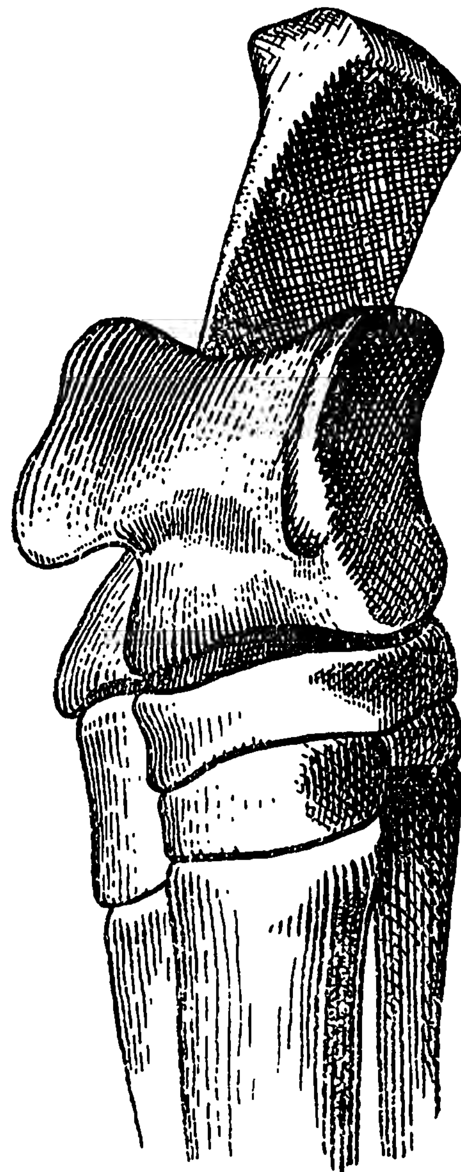
* Первая cuneiforme не изображена на рис. 21 и 22, чтобы не мешать непосредственному сравнению с предплюсной анхитерия (рис. 23), первой cuneiforme которой у меня не оказалось.

ставляет ровной поверхности, какая наблюдается у *Palaeotherium crassum* (рис. 21, сп 2), а на 13 мм, составляющих ширину этой стороны, меньшая часть ее, в 3 мм, остается приблизи-



[Рис. 57. Задняя конечность носорога:

-calcaneum; *b* — astragalus; *c* — cuboideum; *d* — scaphoideum; *e* — cuneiforme II; *f* — cuneiforme III; *g* — metatarsale IV; *h* — metatarsale III; *i* — metatarsale II]



[Рис. 58. Задняя конечность тапира]

тельно на том же уровне, что и сторона большой cuneiforme, тогда как наибольшая часть, верная типическому для всех непарнопалых строению, подымается немного выше.

Предплюсневая сторона второй cuneiforme образует, таким образом, угол, который можно заметить на рис. 20 и 23 сп2. У гиппарионов эта форма выражена еще резче; то же у *Equus*

Burchelli (рис. 22,cn 2) и у лошади. Причина этого изменения второй cuneiforme у анхитерия очевидна: средняя плюсневая, столь сильно расширяющаяся у анхитерия, оттиснула вторую плюсневую и опирается не только на третью cuneiforme, как у палеотериев и всех непарнопалых, но также на часть второй cuneiforme, у которой вначале она занимает лишь маленькую долю, одну четверть (3 мм на 13 мм всей ширины); но у гиппарионов и лошадей (рис. 22, cn 2) уже не четверть, а половина второй cuneiforme используется средней плюсневой для опоры. Я измерил десяток вторых cuneiforme гиппарионов и нашел, что на 10 мм всей ширины они предоставляли 5 мм средней плюсневой и 5 мм — второй плюсневой. Однако следует отметить, что эти соотношения не всегда постоянны: часто средняя плюсневая расширяется, главным образом, в наружную сторону и тогда она занимает большую фасетку cuboideum и меньшую второй cuneiforme.

Но как объяснить это слияние двух cuneiforme (2-й и 3-й), которые всегда разделены как у предков, так и у потомков * анхитерия и у всех родов того же семейства (тапиры, носороги)? Вспоминая то, что я уже говорил в отношении передней ноги, мы увидим, что соотношения, обнаруживающиеся на задней конечности, совершенно такие же; мы видели, что в передней ноге (рис. 1) вторая пястная подымается также выше своей соседней, средней пястной, и сочленяется совершенно подобным же образом с гомологичными костями запястья. Не может быть сомнения в гомологичности средних пястной и плюсневой и, кроме того, все исследователи считают, что большая,

* У лошадей и гиппарионов обычно как раз первая cuneiforme и срастается со второй; у гиппариона я никогда не видел эти две кости разделенными, но у лошади и зебры—довольно часто. Так, я их видел разделенными на трех плюснах в Лаборатории Сравнительной Анатомии; обе кости эти были разделены также и на плюсне *Equus Burchelli*, изображенной мной (рис. 22). В молодом возрасте они всегда разделены, а след их сращения виден в течение всей жизни.

или третья, cuneiforme предплюсны является гомологом magnum запястья, так же как и вторая cuneiforme предплюсны — гомологом trapezoideum запястья. Мы видели, что, несмотря на расширение средней пястной, второй палец manus все еще продолжает сочленяться с magnum (рис. 1, II-m), но в задней конечности, более редуцированной, средняя metatarsale сумела побороть сопротивление второго пальца и заняла часть его суставной поверхности на второй cuneiforme. Однако, так как кость не может присвоить себе то, что не принадлежит ей в типе серии, к которой она относится (а мы видели, что у палеотериев именно второй палец причленяется к большой cuneiforme, отделяя, таким образом, вторую cuneiforme от средней плюсневой), возникло, если можно так выразиться, размещение для достижения цели без нарушения закона; обе кости срослись друг с другом, образовав одну кость, и так как средний палец типически занимает бо́льшую часть этих сросшихся второй и третьей cuneiforme, он расширился внутрь и стал опираться на то, что нормально является самостоятельной второй cuneiforme; цель была достигнута, и у гиппариона обе кости снова отделились друг от друга; но фасетка второй cuneiforme была приобретена и с того момента она стала типической для рода *Equus*. Metatarsale III может расшириться в будущем в родах, которые утратят, возможно, боковые metatarsale и займут всю вторую cuneiforme для среднего пальца. Нужно отметить, что на трех запястьях зебр я видел trapezoideum, сросшуюся с magnum; не может ли это стать повторением того, что произошло в предплюсне?

Первая cuneiforme. Как я уже говорил выше, кость эта в коллекции отсутствует, но судя по фасетке второй cuneiforme и продолговатой фасетке на задней части второй metatarsale, она должна была походить на таковую лошади. Эта первая cuneiforme существует также и у палеотериев; Кювье принимает ее за остаток большого пальца (O. F., V, стр. 130). Судя по тому, что я видел в коллекции Музея, не может быть сомне-

ния, что это первая cuneiforme; она сочленяется наверху со scaphoideum, предоставляет фасетку второй cuneiforme и примыкает к задней части второй metatarsale, предоставляющей ей продолговатую фасетку. Кость, которая сочленяется с первым рядом предплюсны и к которой прикреплена вторая metatarsale, может быть лишь первой cuneiforme, а не остатком большого пальца.

Cuboideum (рис. 17, 20, 23, с). Cuboideum анхитерия по форме своей очень похожа на cuboideum современных однопалых; однако в способе сочленения с другими костями предплюсны она обнаруживает отличия, немного напоминающие палеотериев.

Проксимальная сторона (рис. 17, с) обнаруживает ту же форму, что и у *Equus Burchelli* (рис. 19) и значительно отличается от таковой *Palaeotherium crassum* (рис. 18). Передняя часть этой фасетки вдвое шире, чем ее заднее продолжение; довольно слабый гребень разделяет ее на две части: наружную, которая связана с задним продолжением и предназначена для calcaneum, и внутреннюю, более короткую и скошенную внутрь,— для астрагала.

Внутренняя сторона. Я не нахожу передне-верхней фасетки для scaphoideum, которая имеется, однако, у палеотериев и лошадей; хотя Гензель (стр. 48) настаивал на отсутствии ее у гиппарионов, она иногда встречается и у этих последних; как большинство фасеток, расположенных между боковыми сторонами костей запястья и предплюсны, эта фасетка не имеет важного значения. На задней части внутренней стороны замечаем большой выступ или отросток, снабженный двумя косыми фасетками; с помощью этого выступа cuboideum вклинивается между scaphoideum и задним клювом большой cuneiforme, причем каждая из этих костей предоставляет ей фасетку; этот же выступ имеется у лошади, гиппариона и палеотерия. Задняя и наружная стороны cuboideum значительно утолщены, что свойственно всем непарнопалым. Так как на рис. 17, 18, 19

изображены связанные cuboideum и scaphoideum *Palaeotherium crassum*, анхитерия и *Equus Burchelli*, то сравнивать нам будет еще легче. Проксимальная поверхность cuboideum у *Palaeotherium crassum* (рис. 18) разделена гребнем на две неравные фасетки, расположенные на одинаковом уровне; внутренняя служит для сочленения с астрагалом, на наружную опирается конец calcaneum, столь своеобразно усеченный у палеотериев. С редукцией четвертого пальца (или наружного пальца) у анхитерия, астрагаловая фасетка на cuboideum, служащая для передачи части тяжести тела этому пальцу, в значительной степени укорачивается; кроме того, из горизонтальной, какой она была у палеотерия, фасетка эта становится косой, предоставляя, таким образом, очень мало опоры астрагалу. У гиппариона это уменьшение астрагаловой фасетки становится еще более ощутимым: у *Equus Burchelli* (рис. 19) эта фасетка становится относительно очень маленькой и косой; так как наружный палец редуцирован, сохраняется она лишь как рудиментарный типический признак. Чтобы сравнить предплюсневые поверхности cuboideum этих трех родов, следует взглянуть на рис. 21, 23, 23, с. У *Palaeotherium crassum* cuboideum (рис. 21, с) предоставляет наружной metatarsale (четвертой) овально-треугольную поверхность, которая по величине своей лишь очень мало уступает той же поверхности третьей cuneiforme; у анхитерия (рис. 23, с), вследствие развития средней плюсневой и редукции наружного пальца (4-го), фасетка, предоставляемая этому пальцу на cuboideum, сильно редуцирована, имея лишь одну треть ширины третьей cuneiforme. У *Equus Burchelli* (рис. 22, с) фасетка для четвертой metatarsale относительно еще более незначительна — она в шесть раз уже фасетки третьей cuneiforme. Кроме того, мы замечаем еще, что нижний край внутренней стороны cuboideum анхитерия косо усечен и предоставляет довольно широкую фасетку средней плюсневой (рис. 20, с, рис. 23), чего нельзя увидеть ни у *Palaeotherium crassum* (рис. 21), ни у *P. latum* (O. F., тб. 142, B [здесь рис. 56]); но cuboideum *P. mi-*

nus * обнаруживает уже очень отчетливую маленькую фасетку для третьей плюсневой. У анхитерия эта фасетка cuboideum для средней плюсневой становится значительно большей, но сохраняет свою скошенность; так что средняя плюсневая, лишенная возможности опереться на эту фасетку, скользит по ней (рис. 20, III-с). Но с полной редукцией боковых пальцев у гиппарионов и лошадей, фасетка cuboideum для средней плюсневой значительно увеличивается и из скошенной, какой она была, превращается в почти совершенно горизонтальную, предоставляя расширенной средней плюсневой большую поверхность для опоры, как это видно на рис. 23, 3 m, и по соответствующим фасеткам средней плюсневой на рис. 28, 29, 30, cu; половина всей ширины нижней фасетки cuboideum лошади служит, следовательно, для сочленения со средней плюсневой. Таким образом, cuboideum, в процессе перехода от палеотериевой формы к гиппоидной, испытала те же изменения, что unciforme в запястье,— изменения, которые подтверждают полную гомологию этих двух костей.

CUBOIDEUM АНХИТЕРИЯ

Высота	$12\frac{1}{2}$
Поперечная ширина	18
Передне-задняя глубина	28

КОСТИ ПЯСТИ

Так как вся организация ноги у анхитерия и лошадей характеризуется расширением средней, или третьей, metacarpale (и metatarsale), то именно с этой основной пястной и начну я описание ног; кроме того, следует отметить, что именно на этом чрезмерном развитии среднего пальца и основывалось почти всецело мнение некоторых натуралистов об анхитерии, как о промежуточной форме между палеотериями и лошадьми. Профессор Гексли в своем Anniversary Adress, когда он был президентом

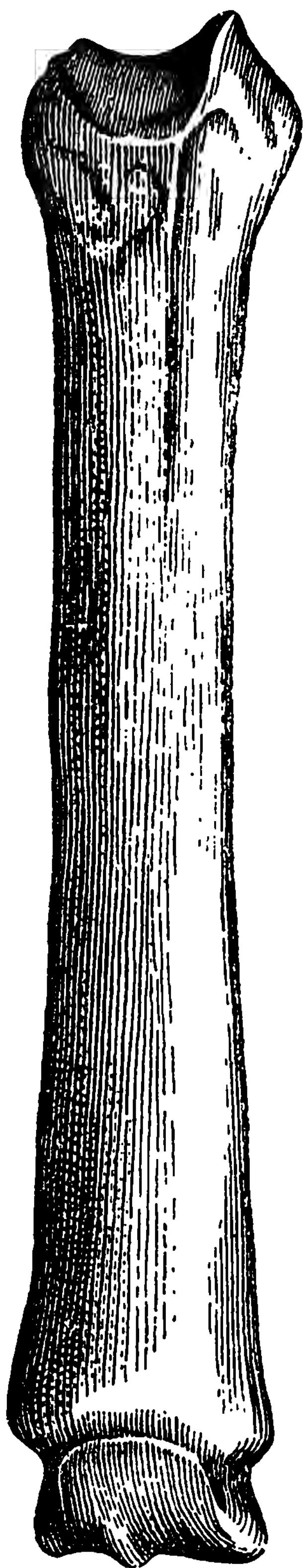
* Мне неизвестен cuboideum *Palaeotherium medium.*

Геологического общества Лондона, в 1869 г., также высказал это мнение, добавив в то же время, что именно *Plagiolophus*[56] Pom. (или *Palaeotherium minus* Cuvier) и может быть рассматриваем как примитивная форма, прямым потомком которой является анхитерий; однако различные соображения, мне кажется, говорят против этого предположения. Ввиду того, что этот вопрос я думаю обсудить в конце моего исследования, ограничусь замечанием, что, по-моему, более вероятным прямым предком анхитерия является *Palaeotherium medium*. Мне кажется, что все описанные выше кости скелета даже без metacarpale настолько убедительно подтверждают постепенный переход в организации от *Palaeotherium medium* к лошади, что не может быть никакого основания сомневаться в том, что четыре формы: *P. medium*, анхитерий, гиппарион и лошадь—находятся в непосредственных родственных отношениях друг с другом; однако, так как у нас будет возможность обсудить этот процесс развития в конце исследования, я хочу возвратиться к описанию metacarpalia; я хотел только подчеркнуть тот факт, что если бы мы даже и вовсе не нашли metacarpalia и metatarsalia анхитерия, то все другие кости скелета самым отчетливым образом показали бы нам, что род этот образует переход между палеотериями и лошадьми и что переход этот нельзя себе представить иначе, как совершавшийся путем преемственности и видоизменения.

Так как подробные описания форм костей не дают никогда хорошего представления об их облике и утомляют читателя мелкими подробностями, которых он не может проверить на оригинале, я ограничусь, насколько это возможно, основными признаками; в остальном, мои рисунки, так же как и рисунки VII табл. Остеографии Блэнвилля, отличающиеся, благодаря таланту Делагэй, безукоризненным сходством и точностью, смогут дополнить то, чего недостает в моем описании.

Средняя metacarpale анхитерия по своей форме поразительно сходна с соответствующей костью осла тех же размеров; она, может быть, относительно тоньше кости той же длины

осла. Ее передняя сторона (рис. 1) несет наверху выступающий бугор (для extensor carpi radialis long. et brev. hom.), который мы находим у лошади и у всех живущих и ископаемых непарнопалых; этот бугор особенно мощно развит у *Palaeotherium magnum,* значительно меньше у других видов; metatarsale не несет бугра, что может служить признаком для различения двух костей в тех случаях, когда верхняя поверхность повреждена и не позволяет различать их с уверенностью. Помимо этого бугра, передняя сторона не несет никаких других выступов,— она остается ровной до самого нижнего конца. Этот конец немного отличается от соответствующей части metacarpale лошади расширением, которое он испытывает над нижней головкой, так что metacarpale анхитерия в этом месте значительно шире, чем у нижней головки, тогда как у лошади наблюдается скорее обратное соотношение. Это двустороннее расширение служит опорой для нижних головок боковых metacarpale, как это видно на рис. 41. Мы видим то же у *Palaeotherium medium* (O. F., тб. 101, рис. 3 [здесь рис. 59, 60]) и тапира.



[Рис. 59. Metacarpale III *Palaeotherium medium*]

Задняя сторона средней пястной несет наверху довольно шероховатый выступ, продолжающийся на протяжении первой трети или даже до середины всей длины кости. Этот выступ задней поверхности ограничен с каждой стороны бороздкой; в среднем протяжении metacarpale, где выступ этот исчезает, две бороздки соединяются и образуют легкую вогнутость, занимающую всю заднюю сторону средней пястной; приближаясь к нижней головке, вогнутость эта становится более зна-

чительной, она почти принимает облик продолговатой ямки, которая в своей нижней части разделена на две половины продолжением выступа нижней суставной головки (рис. 43,s) на задней стороне metacarpale. *Palaeotherium medium* несет тот же выступ наверху задней стороны своей metacarpale; у гиппариона отросток или выступ верхнего конца заканчивается непосредственно под верхней головкой, и, так как следующее за ней углубление довольно значительно, Гензель (стр. 44) прав, когда он говорит, что «задняя сторона средней пястной вогнута». У лошади, наоборот, задняя сторона очень плоская.

Однако главным образом это две суставные поверхности, верхняя и нижняя, обнаруживают отличия и сходства с палеотериями, так же как и с лошадьми. Так как изображения верхних сторон пястных *Palaeotherium medium* (рис. 34), *P. magnum* (рис. 31), анхитерия (рис. 24), гиппариона (рис. 25) и *Equus Burchelli* (рис. 26) у нас имеются, то мы можем провести довольно полное сравнение. Верхняя суставная поверхность средней пястной анхитерия (рис. 24), отличаясь, с первого взгляда, от той же поверхности палеотериев, обнаруживает, тем не менее, абсолютно те же элементы; внимательное изучение этих двух форм раскрывает нам поразительное сходство, которое при беглом взгляде ускользает. Несмотря на то, что наибольшее количество гиппоидных признаков обнаруживают именно *Palaeotherium medium* и *P. minus*, виды эти недостаточно пригодны для сравнения пястных не только из-за большого различия в размерах, но в большей степени по той причине, что у них os magnum запястья, будучи стиснутой между двумя костями, несущими по одному хорошо развитому пальцу, имеет сильно сжатую с боков форму и предоставляет третьей пястной узкую и отогнутую фасетку; фасетка средней пястной повторяет форму своей запястной кости, что нарушает, однако, существующее, в сущности, сходство с фасеткой средней пястной анхитерия; массивные кости более удобны для подобного сравнения, что и побудило меня избрать среднюю пястную *Pa-*

laeotherium magnum (рис. 31). Рис. 24 даст более полное представление о верхней стороне средней пястной анхитерия, чем длинные описания. На этой стороне мы замечаем почти совершенно гладкую треугольную поверхность, которая в задней своей части отогнута, закругляя задний край большой пястной; эта отогнутость, отвечающая таковой os magnum является исключительно палеотериевым признаком; она уже не заметна у гиппариона (рис. 25) и совершенно исчезает у лошади. На ульнарном (наружном) крае мы замечаем косой срез (под углом в 110°), образующий фасетку, на которую опирается unciforme (рис. 1, рис. 24, uc). Эта фасетка занимает весь наружный край верхней поверхности средней пястной; она несет посредине маленькую вогнутость для связки. Радиальный (внутренний) край верхней стороны закруглен и несет маленькую треугольную поверхность для второй пястной, которая, как видно на рис. 1, подымается немного выше третьей, чтобы примкнуть к os magnum. Все современные и ископаемые непарнопалые обнаруживают ту же закругленность внутреннего края третьей пястной; у носорогов вторая пястная подымается значительно выше средней и затем даже загибает немного внутрь, чтобы более прочно опереться на третью пястную и примкнуть к os magnum. На нижней стороне косого выступа для unciforme (рис. 1) видны две маленькие фасетки, к которым примыкает четвертая пястная, расположенная, таким образом, ниже третьей и второй.

Сравнивая описанную сторону анхитерия с таковой третьей пястной *Palaeotherium magnum* (рис. 31), мы находим абсолютно то же расположение фасеток; мы и тут имеем также большую фасетку для magnum запястья, но только отогнутую в задней части своей немного сильнее, соответственно более значительному изгибу magnum. Наружный край несет также срез для unciforme, изображенный спереди и сбоку на рис. 31,uc; фасетка эта, однако, приурочена к передней части кости (как у носорогов), тогда как у анхитерия она занимает всю передне-

заднюю глубину пястной. Нужно отметить, что *Palaeotherium medium* в этом отношении отличается от других палеотериев, приближаясь, как это видно на третьей пястной *Palaeotherium medium* (рис. 34, un), к более гиппоидному типу; на этом рисунке видно, что срез для unciforme, который у *P. magnum* (рис. 31) и *P. crassum* приурочен к передней половине пястной, у *P. medium* занимает всю передне-заднюю глубину этой кости. Внутренний край несет еще более значительную закругленность для второй пястной, которая опиралась на третью пястную и примыкала к magnum (O. F., тб. 100 [здесь рис. 31]). Третья пястная гиппариона (рис. 25) обнаруживает совершенно такое же строение верхней суставной поверхности, только полная ширина пястной стала более значительной; задняя часть верхней суставной поверхности отогнута лишь очень слабо, одновременно она более расширена в поперечном направлении, не обнаруживая, однако, тех боковых выступов, на которые у лошадиных современной эпохи опираются trapezoideum и unciforme. У гиппариона trapezoideum не соприкасается сзади со средней пястной, а unciforme предоставляет ей лишь одну маленькую фасетку. Фасетка для unciforme на передней части средней пястной (рис. 25, uc) достигла относительно бо̀льших размеров, чем у анхитерия, и в значительной мере утратила свою скошенность; она образует угол в 150° (рис. 15) с поверхностью для magnum, хотя,как заметил Гензель (стр. 44), она пока еще более скошена, чем у лошади; замечание это имеет тем большую ценность, что сделано оно беспристрастным исследователем, не подозревавшим, что скошенность этой фасетки для unciforme постепенно уменьшается от палеотериев до лошадей. Взгляд на соответствующую сторону третьей пястной *Equus Burchelli* (рис. 26) показывает нам изменения, которые она претерпела у этого крайнего рода палеотерогиппоидной серии. Суставная поверхность для magnum уже не цельная, часть ее занята связками, обусловливающими бо̀льшую неподвижность запястья; фасетка для unciforme

стала почти совершенно плоской, так что третья пястная прочно опирается на две кости нижнего ряда запястья. Особенным изменениям подверглась задняя часть проксимальной стороны средней пястной; она расширилась в поперечном направлении, отдаляя друг от друга боковые пястные (рис. 26, III) и примкнула к двум наружным костям запястья,— trapezoideum и unciforme (рис. 26, td, uc), которые у лошадиных современной эпохи предоставляют задней части средней пястной большие фасетки. Таким образом, третья пястная лошадей сзади опирается на все три кости нижнего ряда запястья, а спереди — лишь на две кости, magnum и unciforme.

Нижняя головка третьей пястной анхитерия (рис. 41 и 43)* настолько сохраняет палеотериевый тип, что одна она могла бы подтвердить, что животное, обладавшее ею, должно было опираться на почву, по крайней мере, тремя пальцами. Она имеет совершенно симметричную форму, и ее передняя сторона гладка, как у палеотериев, с блоковым выступом для бороздки первой фаланги, расположенным лишь в задней части нижней головки, тогда как у гиппарионов и лошадей этот блоковый выступ полностью огибает нижнюю головку пястной. Ознакомление с пястной или плюсневой тапира или носорога и сравнение ее с пястной лошади дает понять лучше всяких описаний это характерное различие в строении нижнего конца пястной. Этот признак мне кажется достойным внимания и попытки, если не полного выяснения его значения, то, по крайней мере, освещения его с помощью некоторых палеонтологических данных. При рассмотрении всего комплекса ныне живущих и ископаемых непарнопалых (за исключением гиппариона и лошади) мы найдем, что признак этот (присутствие гладкой передней части нижней головки пястных и плюсневых и блокового выступа для первой фаланги, ограниченного задней частью этой

* Так как этот нижний конец почти тождественен на передней и задней конечностях, наш рис. 41 может быть цитирован и при описании пястных.

головки*) для них является общим. У гиппарионов с завершившейся функциональной редукцией боковых пальцев, нога, соприкасавшаяся с почвой посредством одного пальца, должна была иметь очень прочное сочленение, чтобы избавиться от скручиваний, которые были бы неизбежны, если б с почти полной редукцией боковых пальцев средняя пястная имела такую же форму, как у трехпалого анхитерия. Нет сомнения. что это изменение развилось постепенно в целом ряде поколений, вывихивавших ноги вследствие несовершенности формы нижней головки средней пястной; но каждая особь, у которой выступ нижней головки был выражен резче, имела тем самым большое преимущество перед другими и все возможные шансы на передачу этого признака своим потомкам. Именно таким образом блоковый выступ пястных продвинулся вперед и, наконец, стал огибать всю нижнюю головку. Первая фаланга изменилась также соответствующим образом, и ее бороздка для блокового выступа пястной, вместо того, чтобы ограничиваться задней частью своей верхней стороны (рис. 44), продвинулась до переднего края, как это видно у лошади. Это изменение свершилось к концу миоценовой эпохи, когда впервые появились гиппарионы (Кюкюрон, Эпельсгейм,[57] Пикерми, Сиваликские холмы).[58] Но следует отметить то, что даже в серии парнопалых, все современные представители которых (за исключением камелид,[59] трагулид[60] и гиппопотамов) обладают сильно развитым блоковым выступом, последний появляется лишь к середине миоценовой эпохи. Все семейство аноплотериид обладает плюсневыми и пястными с выступом, ограничивающимся задней частью нижнего конца; ксифодонты,[61] длинные и тонкие пястные которых, казалось бы, сильно нуждаются в этом способе упрочения сочленения фаланг с пястью,

* Выступание этого отростка вперед и, как неизбежное следствие, большая неподвижность фаланг были бы несомненно неудобны для ноги с непарным числом пальцев (*Macrauchenia*).

лишены, однако, этого. Ограниченный блоковый выступ обнаруживают также и все древние свиньи, как энтелодонты, херопотамы (?), херoccоморусы из Сансана (*Choerotherium* Lart.). Я не сомневаюсь в том, что антракотерии * обнаружат те же признаки, так же как и гиопотамы; задняя нога одного из гиопотамов, хранящаяся в Британском музее, показывает подобное отсутствие выступа на передней стороне нижнего конца плюсневых. Лишь в отложениях, в которых появляются первые жвачные с плюсневыми, сросшимися в os canon, выступ этот начинает огибать весь нижний конец; этот признак является, повидимому, настолько полезным, что свиньи приобретают его в ту же эпоху, т. е. в среднемиоценовых отложениях Алльс (*Palaeochoerus*); и все свиньи из более молодых отложений, например, из Эпельсгейма, *Sus erymanthius* из Пикерми, свиньи Сивâликских холмов, обладают этим выступом, постоянно огибающим весь нижний конец пястных и плюсневых, и также соответствующим образом измененными первыми фалангами, что придает сочленению значительно большую прочность. Трагулиды (их развитые полностью боковые плюсневые и пястные, зубная система и форма черепа указывают на родство с ксифодонтами) также сохранили эту древнюю форму плюсневых и пястных с ограниченным блоковым выступом. *Hyaemoschus crassus*, как и *H. aquaticus*, относящиеся к той же группе, обнаруживают подобную же форму плюсневых. ** Кайнотерии и диплобуниды [62] (O. Fraas, Palaeontographica, vol. XVII) по

* На таблице Блэнвилля (антракотерий, тб. 11) изображена подобная плюсна, но так как никогда нельзя без проверки доверяться Остеографии, я цитирую ее лишь для сведения, но не как авторитетный источник.

** Однако *Moschus moschiferus*, относящийся к *Cervidae*, повторяет в нижнем конце os canon форму обычных жвачных. Уже один этот признак указывает на невозможность объединения *Palaeochoerus* с *Choeromorus*, как это сделал Петерс [63] (Denkschriften W. Ak. 1868), который в своей синонимике *Hyotherium* [64] объединяет эти два рода, сильно отличающиеся друг от друга по зубной системе и форме их пястных.

этому признаку приближаются к аноплотериям. Было бы крайне интересно знать пястные *Anisodon* [65] (*Chalicotherium*) и *Listriodon* [66] Mey., чтобы видеть, приближаются ли они больше к аноплотериям, чем к современным родам, или наоборот. О.Фраас (Fauna v.Steinheim, тб. V, рис. 13) изображает пястную *Listriodon*, но ничто не доказывает действительной принадлежности ее к этому роду; пястная, изображенная на рис. 14 той же таблицы, показывает также, что по своему блоковому выступу *Choeropotamus Steinheimensis* не может принадлежать к этому роду, что, кроме того, в достаточной мере доказывается зубной системой, которая обнаруживает лишь небольшое сходство с *Choeropotamus* и напоминает скорее *Palaeochoerus*; отнесение к *Palaeochoerus* сделало бы понятной и форму пястных.

Боковые пястные. Все боковые пястные (2-го и 4-го пальцев), имеющиеся в коллекции Музея, представлены обломками, редко достигающими половины первоначальной длины; кроме того, так как до сих пор не найдена цельная нога, со всеми костями, связанными между собой, имеются некоторые сомнения относительно взаимной связи нижних головок боковых пястных и плюсневых. Характер их верхних головок определяется по костям запястья и по сходству с соответствующими костями лошади и гиппариона, но в отношении нижних головок мы можем сказать только, по левую или по правую сторону от средней плюсневой или пястной они расположены, так как форма их асимметрична и сторона, направленная к среднему пальцу, площе наружной стороны; кроме того, каждая боковая плюсневая и пястная отогнута немного направо или налево, в зависимости от того, расположена ли она по левую или по правую сторону среднего пальца. Нельзя, следовательно, определить, какая из нижних головок была толще, внутренняя или наружная; возможно, что обе были приблизительно одинаковы, как у тапира; так как внутренняя половина пястной или плюсневой всегда толще наружной, можно было бы предположить, что нижняя головка боковой пястной с внутренней (радиаль-

ной) стороны была толще, чем с наружной. Промеры, взятые мною для гиппариона в глыбе, доставленной г. Годри из Кюкюрона, в которой были представлены части передней и задней ноги одной особи, с костями, сохранившими их естественное соотношение, показывают также, что нижняя головка внутренней пястной толще наружной (Гензель, стр. 56).

Вторая, или внутренняя, пястная. Эта кость, как видно из промеров, очень тонкая; изображена она на рис. 1, II; с верхней стороны — на рис. 24. Последняя имеет треугольную форму и сочленяется с trapezoideum, которой у нас недостает. Ее верхне-ульнарный край несет маленький косой срез, с помощью которого вторая пястная прикреплена к os magnum (рис. 1, II —m); признак этот является общим для всех непарнопалых и сохранился до сих пор у лошади (подобное сочленение видно и в ноге гиппариона, рис. 15). Чтобы достичь os magnum, вторая пястная подымается немного выше третьей. На стороне, направленной к средней пястной, она несет лишь одну фасетку, впереди; гиппарион обнаруживает также одну фасетку, тогда как у лошадей современной эпохи сторона, направленная к средней пястной, несет две фасетки, одна из которых является передней, как у анхитерия и у гиппариона, а другая — задней, посредством которой она примыкает к большому выступу задней части средней пястной (рис. 26). На задней стороне второй пястной мы замечаем маленькую, очень отчетливую фасетку, которая служила, по-видимому, для сочленения с рудиментарной trapezium. Если вспомним фасетку, отмеченную нами на задней части scaphoideum (рис. 3, tz), то нахождение совершенно таких же соотношений у палеотериев и тапиров, мне кажется, полностью подтверждает эту точку зрения, тем более, что Годри в своем труде «Ископаемые животные Аттики» дает изображение и описание запястья гиппариона, trapezium которого сохранилась в мергеле в естественных соотношениях с другими костями. Предположение Гензеля о наличии двух маленьких костей,

одна из которых должна была быть trapezium, а другая — рудиментом большого пальца, для гиппарионов не подтвердилось, по крайней мере, в отношении большого пальца.

Вторая пястная анхитерия спускается вдоль средней немного назад, примыкая к ее радиальной стороне. Начальную передне-заднюю ширину она сохраняет до нижнего конца, как это видно на рис. 24 из разреза, взятого посредине длины; у гиппариона, наоборот, боковые пястные испытывают посредине значительное утонение и, хотя их верхние головки имеют бóльшую величину, чем у анхитерия (рис. 25), разрез посредине показывает лишь маленький круглый или треугольный стилет; к нижнему концу они снова расширяются и достигают почти той же передне-задней ширины, что и в начале. Это утонение объясняется тем фактом, что в длинной кости, подверженной постепенной редукции, ведущей к ее полному исчезновению, редукция начинается всегда с середины, тогда как два конца, задерживаемые, так сказать, своими связями с другими костями, оказались значительно более постоянными, чем тело кости, или диафиз. Так, у гиппариона ulna посредине значительно утонена, а у лошади — разорвана, тогда как ее два конца все еще сохраняются. Также и fibula становится очень тонкой у анхитерия (рис. 38) и совершенно разрывается у гиппариона, хотя два конца ее сохраняются; они представлены даже у лошади. Большие пястные оленей в некоторой степени как будто бы противоречат этому общему правилу, но при их внимательном рассмотрении мы почти постоянно находим рудименты боковых пальцев как наверху, так и внизу; даже у быков, которые испытали наибольшую редукцию костей среди жвачных, помимо грифельных косточек, которые постоянны и представляют собой нижние концы пястных, находят еще часто рудименты верхнего конца этих пястных, примыкающих к верхней части os canon или срастающихся с ней. У некоторых ископаемых оленей из Оверня [67] эти рудименты боковых пальцев постоянны на верхнем конце плюсневой

canon, с которой они сращены; их отсутствие на пястных позволяет предполагать, что ввиду менее значительной редукции передней конечности они не были сращены с пястной canon и исчезли во время фоссилизации. Весьма вероятно даже, что гиппарионы, превращаясь в лошадей, не сразу утратили нижние концы своих плюсневых и пястных и что существовала промежуточная форма (пока еще гиппарион или уже *Equus fossilis*), у которой боковые пястные были разорваны посредине, но присутствовали еще внизу в виде грифельных косточек. Однако, так как придатки эти не приносят никакой пользы лошади, живущей обычно в степях или сухих местах, где нога ее не нуждается в боковых пальцах, как защите от погружения в грязь, они исчезли в значительно более короткое время, чем это потребовалось, например, для срединного разрыва сплошной ulna гиппариона. В подтверждение этого я могу сослаться на тератологические случаи присутствия дополнительных пальцев у лошадей, когда пальцы эти образованы не вследствие развития боковых пястных или плюсневых, а просто примыкают к нижнему концу средней пястной или плюсневой, не будучи связанными с верхним концом соответствующей боковой пястной. Таким образом, цитированные Гензелем (стр. 72) случаи, когда боковые пальцы не связаны с верхним концом боковой пястной, могут быть рассматриваемы как случаи *возврата* к предку, промежуточному между настоящим гиппарионом и лошадью, тогда как тератологические случаи, при которых многопалость вызвана чрезвычайным развитием одной или даже двух боковых пястных, не разрывающихся и несущих на своих нижних концах добавочные фаланги, могут быть рассмотрены как случаи *возврата* к более древней форме — к гиппариону или анхитерию. Вспоминаю, что в Италии, на почтовой станции, по пути от Болоньи к Флоренции, я встретил раз мула, несущего добавочный внутренний палец, просто прикрепленный к нижнему концу пястной. Палец этот не казался связанным с верхней частью рудиментарной внутренней

пястной и обнаруживал, таким образом, возврат к более близкому типу, расположенному между гиппарионом и лошадью.

Нижняя головка внутренней пястной сильно уплощена латерально, но ее передне-задняя глубина почти равна таковой средней пястной; она обнаруживает также подобное средней пястной строение, т. е. блоковый выступ для первой боковой фаланги ограничен лишь в задней части, что и было уже замечено профессором О. Фраасом (Fauna von Steinheim); мне остается добавить, что этот блоковый выступ, по-моему, убедительно подтверждает, что боковые пальцы анхитерия функционировали и опирались на почву; сравнивая нижнюю головку боковых пястных анхитерия с таковой гиппариона, я нахожу, что этого выступа у последней постоянно недостает, — когда же боковые пальцы перестали функционировать, животное уже не стало нуждаться в прочном сочленении с первой боковой фалангой.

Наружная пястная, или пястная четвертого пальца (рис. 1, IV). По своей форме и размерам она почти тождественна внутренней; следует только отметить некоторые отличия ее верхней стороны. Как видно из рис. 24, она имеет треугольную форму и примыкает к соответствующей фасетке unciforme (рис. 1, IV, u; рис. 11, 4 m). Внутренняя сторона, обращенная в сторону средней пястной, несет две фасетки, одну спереди, а другую — сзади, прилаживающиеся к двум соответствующим фасеткам, расположенным под выступом наружного края средней пястной (рис. 1) и, если можно так выразиться, 4-я пястная, задерживаемая этим выступом, не достигает уровня третьей.

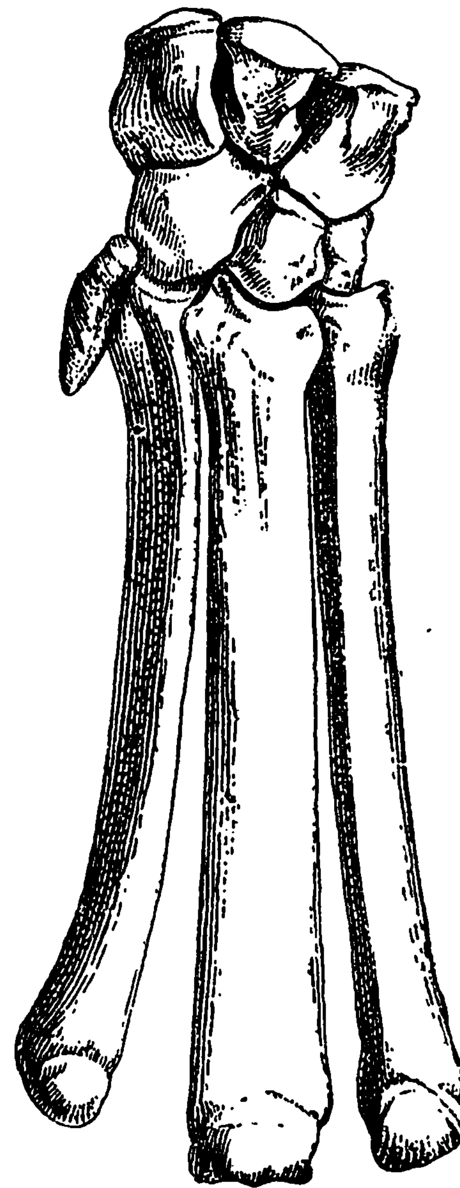
На задней части 4-й пястной видна фасетка, которая, вне всякого сомнения, служила для сочленения с рудиментарной пятой пястной, которая, помимо этого, посредством довольно большой фасетки была связана с задним выступом unciforme (рис. 9, 11, 5). Мы находим ту же рудиментарную пятую пястную у палеотериев (О. F., тб. 100, рис. 1, 3 [здесь

рис. 31 и 38]) и гиппарионов, как это видно из рис. 15, на котором кость эта представлена еще в естественном сочленении с задней частью 4-й пястной. Все, что было сказано в отношении внутренней пястной, может быть распространено также на наружную; она также не суживается посередине и сохраняет свою первоначальную глубину на протяжении всей длины. Мы могли бы сделать еще одно замечание, касающееся формы всех нижних головок боковых пястных и плюсневых. Все эти головки далеко не обнаруживают той большой отогнутости назад, которая заметна у гиппарионов и очень хорошо изображена на таблицах работы Гензеля; кроме того, головки эти не только толще и глубже, но несут еще шероховатости, к которым прикрепляются сухожилия, прочно связывающие их с фалангами. Все эти нижние головки имеют суставной выступ для первой фаланги, что отличает их от тех же нижних головок боковых пястных гиппариона, которые совершенно гладки.

ПЛЮСНЕВЫЕ

Третья, или средняя, плюсневая (рис. 41, 42). Третья плюсневая анхитерия обнаруживает большое сходство с той же костью осла; она чуть толще плюсневой осла той же длины. Ее передняя сторона (рис. 41) не обнаруживает никаких особенностей и полностью совпадает с той же стороной пястной; недостает у нее только наверху того выступа, который служит для прикрепления m. extensor carpi radialis. Нижний конец плюсневой как раз перед суставной головкой обнаруживает также расширение, к которому примыкают головки боковых плюсневых (рис. 41). Задняя сторона средней плюсневой несет наверху довольно значительный продольный выступ, длиной в 30 мм, который является следствием вытягивания задней стороны между головками двух боковых плюсневых (рис. 28); этот выступ быстро исчезает, уступая место довольно глубокой бороздке,

продолжающейся на протяжении двух третей всей длины плюсневой и образующей продольную выемку стороны.* Наружный и внутренний края этой стороны образуют, как это видно из рис. 42, выступ с шероховатой поверхностью, к которой примыкали боковые плюсневые. Выступ задней стороны и расширение нижнего конца над суставной головкой являются признаками, которых нет у лошади, но которые еще сильнее развиты у *Palaeotherium medium* (O. F. тб. 100).



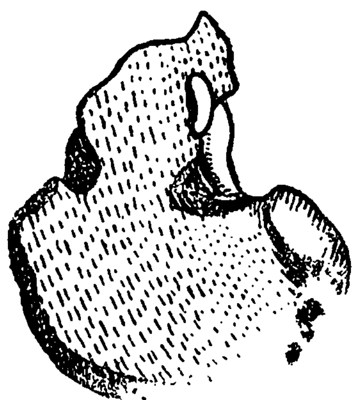
[Рис. 60. Передняя нога *Palaeotherium medium*]

По облику верхней суставной поверхности этой кости (рис. 28) анхитерий отличается как от палеотериев (рис. 27), так и от лошадей (рис. 30); но мы увидим, что более полный анализ этой стороны указывает на ее промежуточное положение между этими двумя крайними родами палеотеро-гиппоидной серии. На рис. 27 изображены три соединенные плюсневые *Palaeotherium crassum*, которые, однако, не вполне подходящи для сравнения с анхитерием, почему я и изобразил (рис. 32) среднюю плюсневую и наружную плюсневую *Palaeotherium medium*, единственные кости, находившиеся в моем распоряжении, так как в коллекции отсутствует цельная задняя нога.** У палеотериев (в особенности, у *P. crassum*) вся верхняя сторона средней плюсневой занята большой cuneiforme, которая одна несет

* Однако на некоторых экземплярах эта бороздка заканчивается значительно выше и не переходит за первую треть плюсневой.

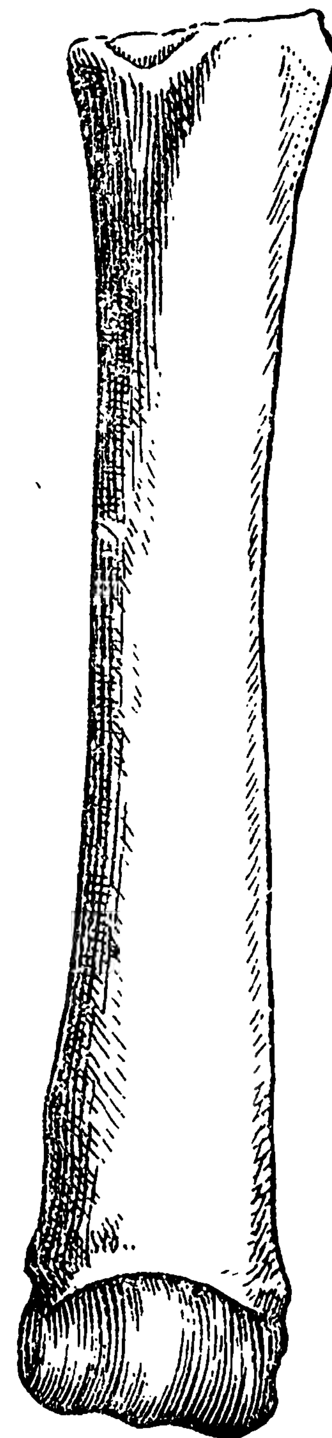
** Рисунок, к сожалению, повернут в противоположную сторону; читателю придется позаботиться, чтобы вырезать его и вложить в том же положении, в каком находится и серия плюсневых (рис. 27—30); это облегчит сравнение. Изображение относится к левой ноге.

средний палец; с чрезмерным развитием средней плюсневой и редукцией боковых пальцев у анхитерия, мы замечаем на наружном и внутреннем краях средней плюсневой появление маленькой фасетки (рис. 28 cu, 2 c), которая, очевидно, должна соответствовать кости предплюсны. Если читатель вспомнит то, что мы говорили при описании костей предплюсны, или рассмотрит рис. 20 и 23, он сможет убедиться в том, что действительно средний палец, который у типичных палеотериев (как у тапиров и носорогов) опирается на одну кость, большую cuneiforme (Ost. тб. IV [здесь рис. 44]), у анхитерия представляет одну довольно широкую фасетку cuboideum (рис. 28 cu), и другую, более узкую, второй cuneiforme (2c), т. е. начинает опираться на три кости. Первый зачаток этого нового признака весьма ощутительно развит у *Palaeotherium medium*, как это видно из Ost. тб. III и O. F., тб. 97 [здесь рис. 61, 62]; след его можно заметить даже у *P. latum*. Если рассмотрим ту же сторону плюсневой гиппариона (рис. 29), мы увидим, что все гиппоидные признаки ноги анхитерия развиты у него в еще большей степени. Задний выступ стал более значительным; фасетка для cuboideum (cu) наружного края сильно увеличилась; кроме того, из скошенной, какой эта фасетка была у анхитерия, она превратилась в очень плоскую; так что изменившийся соответствующим образом cuboideum (рис. 21, 22, 23) вместо скольжения по средней плюсневой, как у анхитерия (рис. 20), начинает прочно опираться на эту кость. Мы видим также, что и у гиппариона фасетка для второй cuneiforme (рис. 29, 2 c) увеличилась и стала более плоской (хотя она немного более скошена, чем фасетка для cuboideum, что объясняется меньшей редукцией внутреннего края ноги по сравнению с наружным).



[Рис 61. Верхняя суставная поверхность metatarsale III *Palaeotherium medium*]

У лошади, крайнего типа серии (рис. 30), развитие средней плюсневой еще более значительно; ее задняя часть образовала поперечное расширение, соответствующее аналогичному расширению заднего выступа третьей cuneiforme (рис. 22, x); фасетки для cuboideum, как и для второй cuneiforme (cu, 2c), расширились еще сильнее; одновременно ровная поверхность, которую обнаруживает плюсневая гиппариона, пересечена шероховатыми бороздками, указывающими на те места, где лигаменты более прочно соединяли обе кости. Я должен добавить еще несколько слов относительно фасеток для cuboideum и 2-й cuneiforme, которые появляются на верхней стороне третьей плюсневой анхитерия. Я рассмотрел около двадцати верхних головок плюсневых и постоянно находил эти фасетки; иногда, впрочем, одна фасетка (чаще фасетка для cuboideum) оказывалась развитой сильнее, чем другая. Казалось, что они взаимно дополняют друг друга: если фасетка для cuboideum больше, чем обычно, то фасетка для второй cuneiforme становится едва заметной и наоборот, хотя второй случай встречался реже. Профессор Фраас говорит, что плюсневая анхитерия, которую он описал в своей работе (Fauna von Steinheim), сочленялась лишь с третьей cuneiforme; я надеюсь, что более внимательное рассмотрение даст ему возможность открыть еще одну маленькую фасетку для cuboideum или для второй cuneiforme. Я измерил фасетки для трех костей предплюсны на верхней поверхности нескольких средних плюсневых анхитерия и обнаружил следующие соотношения:



[Рис. 62. Metatarsale III *Palaeotherium medium*]

Ширина фасетки для большой cuneiforme—29, 28, 32, 29, 30

Фасетка для cuboideum—5, 4, 2, 4 1/2, 4

Фасетка для 2-й cuneiforme—2, 3, 6, 3, следы.

Нижняя головка третьей плюсневой (рис. 41) обнаруживает те же признаки, что и таковая пястной, описанной нами выше; тем не менее, при более внимательном рассмотрении ее передней стороны, мы найдем несколько отличий, заслуживающих внимания исследователя. Прежде всего, у перехода передней стороны в суставную головку мы замечаем, что расположенная в этой точке поперечная ямка значительно более глубока, чем на том же месте пястной, где, по правде сказать, невозможно говорить о ямке; я считал этот признак совершенно случайным, но после исследования более тридцати пястных и плюсневых как в коллекции Музея, так и в коллекциях Британского Музея и г. Альфонса Мильн-Эдвардса, я убедился в том, что он абсолютно постоянен и может служить критерием для различения нижних концов найденных изолированно плюсневых от верхних головок последних. Эту же ямку находят и на плюсневых гиппарионов; вместе с Годри мы рассмотрели значительное количество плюсневых и пястных гиппариона и обнаружили большое постоянство этого признака. Сама же суставная головка (рис. 41 и 43) обнаруживает очень маленькое отличие от пястной, хотя отличие это, как первый зачаток столь сильно развитого у лошадей признака, мне кажется, достойно внимания. Я хочу сказать о блоковом выступе для первой фаланги; как и на пястных, он ограничен задней частью суставной головки, но уже заметно очень легкое вздутие, отчетливо продолжающееся на передней части суставной головки (рис. 43); на некоторых экземплярах оно выражено очень слабо, на других — развито достаточно отчетливо, чтобы не сомневаться в его присутствии. Ощутимость этого признака на плюсневых подтверждается также изображением Блэнвилля (Ostéographie, тб. VII); в своем описании он не говорит об этом маленьком выступе, но бла-

годаря исключительной точности художника Делагэй, мы его находим на таблице; он изобразил предмет таким, каким нашел его в натуре. Этот столь легкий след может показаться незначительным, но принимая во внимание, что продолжение блокового выступа на передней поверхности суставной головки является признаком, который отсутствует у всех существующих и ископаемых непарнопалых, за исключением гиппариона и лошади, мы должны, мне кажется, рассматривать отмеченную особенность, как появление нового важного признака. Подобный выступ, придавая сочленению с первой фалангой большую прочность, очень полезен животному с редуцированными боковыми пальцами, и не может быть никакого сомнения, что каждая особь, обладавшая этим выступом, более резко выраженным, чем у других, имела бо̀льшие шансы на победу над своими соперниками в борьбе за жизнь; она могла бегать более безопасно, обгонять своих соперников и упрочивать, таким образом, этот признак, который у ее потомков достиг значительно большего развития; приобретение родом этого признака позволило боковым пальцам редуцироваться, как мы видим у гиппариона, не принося вреда безопасности ходьбы. Появление этого признака на задней ноге и отсутствие его на передней служит лишним доказательством того, что задняя нога более редуцирована, чем передняя, а так как редукция для анхитерия является синонимом приближения к гиппоидному типу, то появление первой наметки этого признака мы видим на задней ноге, как на более гиппоидной конечности.

Вторая, или внутренняя, плюсневая (рис. 20, 28, 41, 42, II). Эта кость у анхитерия исключительно хрупкая; вверху она по крайней мере вдвое тоньше наружной плюсневой. Верхняя сторона (рис. 28) несет фасетку для 2-й cuneiforme, обладающую пропорционально большей величиной, чем соответствующая фасетка гиппариона или лошади. Позади этой основной фасетки, на части, спускающейся от задней стороны, видна еще одна продолговатая фасетка для первой

cuneiforme, которая, сочленяясь наверху со scaphoideum, спускается на заднюю часть предплюсны и примыкает к внутренней плюсневой. Подобное расположение фасеток находим мы и у палеотериев; задняя фасетка для первой cuneiforme на рис. 29* не видна, но обе эти фасетки я нашел на внутренних плюсневых *Palaeotherium magnum* и *Paloplotherium minus*, которые я имел возможность рассмотреть. Внутренняя сторона или та, что обращена к средней плюсневой, несет две фасетки — переднюю и заднюю.

Передняя фасетка внутренней стороны ничего замечательного не обнаруживает; нам остается сделать несколько замечаний в отношении задней фасетки. У *Palaeotherium magnum*, *P. crassum* и *P. latum*, так же как и у носорогов и тапиров, эта задняя фасетка разделена маленьким гребнем на две части; верхняя часть предназначена для сочленения с задним клювом третьей cuneiforme (рис. 21, t, 2m), нижняя часть примыкает к средней плюсневой. Мы подробно рассматривали фасетку, которую третья cuneiforme предоставляет внутренней плюсневой, и мы отмечали, что она отсутствует у *Palaeotherium medium* и *P. minus*; у этих двух видов внутренняя плюсневая несет простую не раздвоенную заднюю фасетку, она сочленяется только со средней плюсневой, не соприкасаясь с третьей cuneiforme. У анхитерия эта задняя фасетка (внутренней стороны второй плюсневой) на восьми экземплярах, рассмотренных мной, имеет также простое строение; таким образом, с редукцией 2-го пальца, анхитерий утратил фасетку, которая присутствует у всех типичных непарнопалых.

У гиппариона и лошади внутренняя плюсневая обнаруживает эту фасетку всегда простой; из большого количества рассмотренных мною внутренних плюсневых гиппариона ни на

---

* Это изображение сделано по муляжу; оригинал настолько хрупок и так прочно прикреплен в стэнде Палеонтологической галереи, что нельзя было видеть верхней стороны плюсневых.

одной из них не находил я ее раздвоенной, но так как имеется несколько больших cuneiformia, которые обнаруживают соответствующую [верхнюю] фасетку, возможно, что она появлялась иногда. Из тридцати двух предплюсн лошадиных, я констатировал ее у одного мула, у полуосла и зебры (смотрите третью cuneiforme, supra); однако, не может быть сомнения, что она иногда появлялась у анхитерия в качестве атавистического признака, являясь возвратом к палеотериевому типу; в большой серии внутренних плюсневых анхитерия, несомненно, можно было бы найти экземпляры, которые все еще обнаруживают эту раздвоенную фасетку. Нельзя ожидать, что признак может исчезнуть сразу; обычно вначале становится он индиферентным, затем редким и, наконец, полностью исчезает. Гензель в своей работе о гиппарионе сделал по этому вопросу несколько интересных замечаний. Чуть ниже верхней суставной головки тело второй плюсневой кости сплющивается латерально и спускается к задне-внутренней части средней плюсневой, примыкая к боковой выпуклости ее. Посредине она не обнаруживает никакого сужения, как это подтверждается разрезом обеих боковых плюсневых, изображенным на рис. 28. В отношении нижней головки (рис. 41, 42) я не уверен в том, что она принадлежит действительно внутренней плюсневой, но в большом количестве обломков этих головок в коллекции Музея все они в точности были похожи друг на друга, исключая маленькую вариацию в толщине. Блоковый выступ ограничен на задней стороне.

Четвертая, или наружная плюсневая (рис. 20, 24, 28, IV). Наружная плюсневая ноги, сочленяющаяся с cuboideum, является наиболее толстой из всех боковых пальцев анхитерия, по крайней мере в своей верхней части. Проксимальная сторона несет довольно широкую фасетку для cuboideum, хотя и не занимающую более, как у *Palaeotherium crassum* (рис. 27), всю поверхность верхнего конца, но лишь переднюю часть его, тогда как задняя часть этого конца выступает

назад в виде большой шероховатости. У лошади фасетка для cuboideum раздваивается почти постоянно или, выражаясь точнее, задняя часть ее настолько редуцирована, что остается от нее лишь маленькая круглая точка, отделенная от передней части; мы видим подобную же тенденцию к раздвоению фасетки для cuboideum на рис. 29, изображающем плюсну гиппариона из Кюкюрона. Внутренняя сторона, или та, что обращена к средней плюсневой, у анхитерия несет лишь одну фасетку, тогда как палеотерии и лошади имеют по две фасетки. Установив отсутствие задней фасетки для средней плюсневой на восьми экземплярах 4-й плюсневой, которые я имел возможность рассмотреть, я изобразил на рис. 28 наружную плюсневую, сочленяющуюся со средней плюсневой только посредством одной фасетки.

Так как наружная плюсневая обнаруживает в верхней части своей значительное расширение, то можно было ожидать, что к середине она сузится в большей степени, чем пястные и плюсневые других пальцев; так и происходит на самом деле: толщина в 13 мм, которую она имеет наверху, к середине уменьшается до 7 мм. Нижняя головка совершенно неотличима от соответствующей части других пальцев, и нам ничего не остается более сказать о ней. Я уже имел возможность отметить, что почти все пястные и плюсневые, доставленные из Сансана, разломаны; в очень большой коллекции этих костей в Лаборатории Сравнительной Анатомии я нашел лишь одну цельную плюсневую, длиной в 205 мм. Пястные, по правилу, должны были быть более короткими; пястная, изображенная Блэнвиллем, Ost. тб. VIII, имеет максимальную длину всего только в 196 мм. Так как до сих пор не найдена цельная нога, принадлежащая одному индивидууму, промеры боковых пястных и плюсневых взяты по изолированным костям. То же и в отношении нижних суставных головок; я даю промеры их, как изолированных костей, не будучи в состоянии отнести их к определенному пальцу.

РАЗМЕРЫ ПЯСТНЫХ И ПЛЮСНЕВЫХ АНХИТЕРИЯ

		Пястные			
		II		III	IV
Общая длина			196		
Ширина	наверху	8, $7^1/_2$	30	28, 31	$8^1/_2$, 9
	посредине	7, $6^1/_2$	24	23, 24	6, $6^1/_2$
	внизу		28		
Глубина в передне-заднем направлении	наверху	$13^1/_4$, 14	24		14, 15
	посредине	12, $12^1/_2$	17		13, 14

		Плюсневые			
		II		III	IV
Общая длина			205		
Ширина	наверху	7, 8, 8	30	28, $31^1/_2$, 35	$13^1/_2$, 13, $12^1/_2$
	посредине	6, 6, $6^1/_2$	23	22, $23^1/_2$, 24	7, 7, $6^1/_2$
	внизу		$27^1/_2$		
Глубина в передне-заднем направлении	наверху	15, 15, $15^1/_2$	$22^1/_2$		20, 22, 19
	посредине	14, $13^1/_2$, 14	17		18, 20, 18

НИЖНИЕ СУСТАВНЫЕ ГОЛОВКИ БОКОВЫХ ПЯСТНЫХ (ИЛИ ПЛЮСНЕВЫХ)

Поперечная ширина головки . .	11,	12, 13, 13, $13^1/_2$,	12, 12, 11,	13
Передне-задняя глубина головки	20,	19, 21, 21, 20, 22,	22, 19, 20,	22
Ширина посредине	6	7	7, 7	6, $6^1/_2$
Глубина посредине	14	14	16, 16	14, 16

Подробное сравнение относительной величины пястных и плюсневых в различных родах палеотеро-гиппоидной серии я предполагаю дать во второй части этого исследования; однако для того, чтобы показать с большей убедительностью постепенное утонение боковых пястных и плюсневых и увеличение среднего пальца, я даю таблицу промеров поперечной ширины этих костей, взятой посредине их длины, т. е. в месте, где происходит утонение, а затем разрыв боковых пястных и плюсневых:

ПОПЕРЕЧНАЯ ШИРИНА ПЯСТНЫХ И ПЛЮСНЕВЫХ ПОСРЕДИНЕ

Пястные	II	III	IV	Плюсневые	II	III	IV
Palaeotherium crassum	3	23	13	*P. latum* (O. F., тб. XLI рис. 1 [здесь рис. 56]	12	$24^1/_2$	15
P. medium (Ost. тб. V [здесь рис. 66] . . .	10	16	10	*P. medium* ***	9	20	10
Anchitherium *	6	24	7	*Anchitherium*	6	26	7
Hipparion (Кюкюрон) .	5	30	5	*Hipparion* (Кюкюрон) .	5	32	$5^1/_2$
Equus Burchelli, посредине **	3	45	3	*Equus Burchelli*	2	49	2
Equus Burchelli под рудиментами латеральных пальцев	0	48	0	*Equus Burchelli* под рудиментами	0	51	0

* Поперечная ширина боковых пястных и плюсневых у анхитерия и гиппариона не обнаруживает очень большого отличия, но имеется большая разница в передне-задней глубине тех же костей. У гиппарионов эта глубина не более значительна, чем поперечная ширина, вследствие чего боковые пястные и плюсневые почти круглы посредине (рис. 25, тб. II); у анхитерия, напротив, те же боковые пястные и плюсневые сильно уплощены, тогда как их передне-задняя глубина почти равна глубине среднего пальца; они имеют обычно 7 мм в ширину и 14 или 15 в глубину (рис. 24, 28, тб. II)

** Рудименты боковых пальцев у лошадей немного не достигают середины длины среднего пальца.

*** Я не нахожу в «Ossements fossiles» промеров плюсневых этого вида. Ширина средней плюсневой (третьего пальца) и второго пальца была взята по костям, хранящимся в Британском Музее и принадлежащим одному и тому же индивидууму. Поперечная ширина четвертого пальца взята по кости, относящейся к другому индивидууму.

ФАЛАНГИ СРЕДНЕГО ПАЛЬЦА

У лошадей фаланги основного или среднего пальца передней конечности настолько похожи на фаланги задней конечности, что различать их с уверенностью почти невозможно, по крайней мере, в тех случаях, когда большое количество фаланг происходит от разных особей. Для фаланг, принадлежащих одному индивидууму, это разделение возможно благодаря маленькой разнице в длине между передними и задними фалангами. В большинстве исследований по анатомии лошади, которые я смог достать себе, фаланги передней ноги описаны как более короткие, чем фаланги задней ноги; в новом издании Франка (Анатомия домашних животных, стр. 267) я нахожу то же самое, и все смонтированные скелеты Галереи Сравнительной Анатомии обнаруживают те же соотношения передних и задних фаланг. Однако в двух естественных скелетах, с сухожилиями, соотношение было обратное, т. е. фаланги передней ноги казались более длинными, чем фаланги задней ноги. Во время моего пребывания в Альфорте, я обратился к опытному ветеринару профессору Ветеринарной школы г. Губо, чтобы узнать его мнение об этом вопросе. Г. Губо заверил, меня, что это ошибочное описание фаланг распространяется всеми учебниками и никто не утруждает себя проверкой столь простого вопроса. Он мне сказал, что для выяснения факта он вываривал передние и задние ноги в отдельных мешках и что он сумел, таким образом, установить следующее правило:

1. Первая фаланга передней конечности всегда длиннее и шире соответствующей фаланги задней конечности.

2. Первая фаланга задней конечности в передне-заднем направлении всегда толще (глубже) соответствующей фаланги передней конечности.

Это же правило может быть приложено и ко второй фаланге. *

Распространив это правило на некоторое количество фаланг анхитерия, находившихся в моем распоряжении, я смог разделить их на два типа: 1) длинные и тонкие и 2) короткие и толстые; по правилу г. Губо, фаланги первого типа могут быть отнесены к передней ноге, второго типа — к задней ноге. Я даю промеры восьми фаланг первого типа и трех — второго типа; для сравнения прилагаю промеры фаланг *Equus Burchelli* и гиппариона из Кюкюрона.

Правые фаланги легко отличаются от левых; у каждой фаланги, так же как и у нижнего конца основных пястных и плюсневых, внутренний край толще наружного. По форме фаланг анхитерий совершенно отличается от лошади и гиппариона и приближается к палеотериям; у него недостает того столь значительного сужения, которое характерно для первой фаланги лошадиных; фаланги *Equus Burchelli*, длиной в 69 мм, посредине имеют поперечную ширину, равную 25 мм, тогда как фаланги анхитерия, длина которых равна лишь 35 мм, т. е. половине, обладают посредине более значительной шириной — 26 мм. Первая фаланга *Palaeotherium crassum*, длиной в 21 мм, имеет ширину в 20 мм, без ощутительного сужения посредине.

Верхняя сторона (рис. 44), служащая для сочленения с нижним концом пястной, обнаруживает признак, промежуточный между палеотериями и лошадьми; у палеотериев эта сторона почти целиком гладкая и ровная; едва заметна лишь на заднем крае ее маленькая бороздка для блокового выступа 3-й пястной. У анхитерия эта задняя сторона, вместо того, чтобы быть гладкой, представляет собой уже вогнутую поверх-

* В своей работе о гиппарионе Гензель говорит о фалангах лошади, но не указывает какая длиннее; в таблице промеров (стр. 52) очевидно ошибка, так как указано будто длина задней фаланги равна 86 мм, что невозможно; может быть следовало поставить 46?

ПЕРВЫЕ ФАЛАНГИ ДЛИННОГО ТИПА
(передняя конечность?)

	Анхитерий	Equus Burchelli, 1-я фаланга передней ноги	Гиппарион из Кюкюрона
Длина	37, $37^1/_2$, 36,38,40,36,35,36	69	64
Ширина в передне-заднем напр. наверху	$13^1/_2$,$13^1/_2$,15,15,16,15,15,15	21	19
Поперечная ширина, посредине	26, 26, 25,26,28,26,26,26	25	22
Поперечная ширина внизу	27, 27, 25,26,27, 26	33	$26^1/_2$

ПЕРВЫЕ ФАЛАНГИ КОРОТКОГО ТИПА
(задняя конечность?)

	Анхитерий	Equus Burchelli, 1-я фаланга передней ноги
Длина	$30^1/_2$,$32^1/_2$, 31	64
Поперечная ширина наверху	$27^1/_2$,$27^1/_2$, 27	40
Поперечная ширина посредине	24, 24, 24	28
Поперечная ширина внизу	25, 25, 26	31
Толщина в передне-заднем направлении наверху	15, 15, 15	24

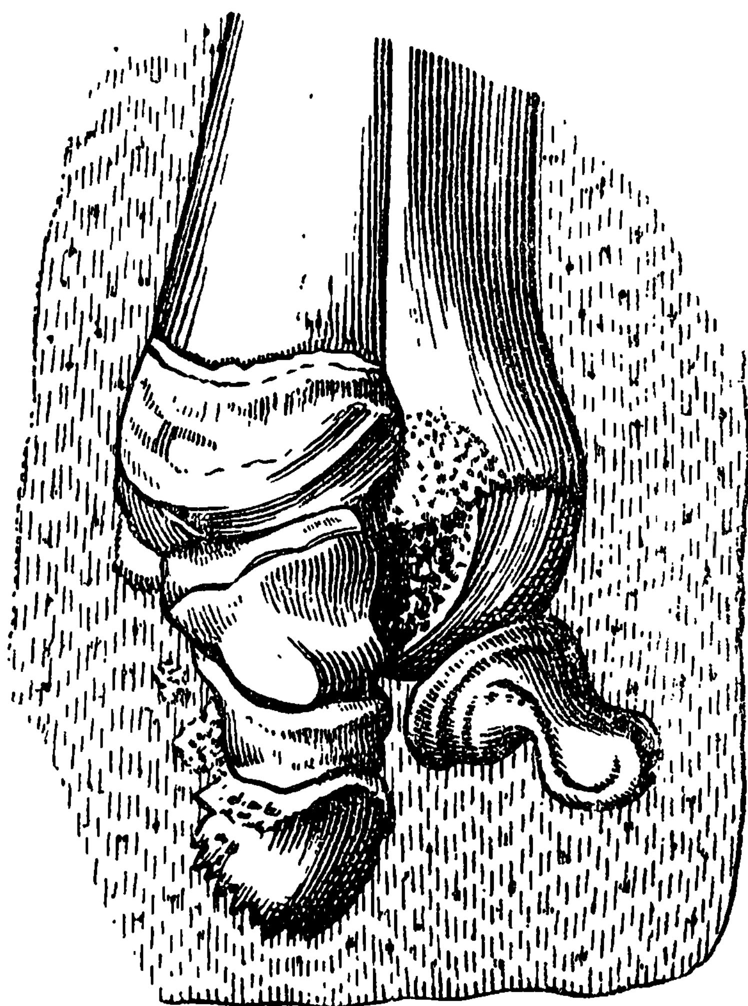
ность с острыми краями (рис. 44); на ее заднем крае видна глубокая выемка или бороздка для суставного выступа средней пястной; бороздка эта заканчивается посредине толщины фаланги, не достигая ее переднего края, тогда как у гиппарионов и лошадей, в соответствии с развитием блокового выступа основной пястной, бороздка пересекает всю верхнюю сторону первой фаланги.

ВТОРЫЕ ФАЛАНГИ СРЕДНЕГО ПАЛЬЦА

Размеры	Анхитерий	Ebuus Burchelli передн.	Equus Burchelli задн.
Длина	23,23,29,22,22	28	27
Поперечн. ширина верхей стороны . . .	28,28,27,26$^1/_2$,26	38	37
Поперечная ширина посредине	26,27,26,25,25	36	37
Поперечная ширина нижн. стороны . . .	28,28,27,27,26	37	37
Поперечная ширина в передне-заднем направлении	17,16,15,17,14$^1/_2$	21	22

Различий между вторыми фалангами *Equus Burchelli* и анхитерия меньше, чем между первыми; в обоих родах кость эта имеет бо́льшую ширину, чем длину. Мы находим, тем не менее, различие в соотношении обоих фаланг друг с другом; соотношение это для *Equus Burchelli* составляет 100 : 40, а для анхитерия — 100 : 63. У палеотериев и тапира различие между длиной первой фаланги и второй меньше, чем у анхитерия; то же и у носорогов и тапиров; и лишь у лошадиных, начиная от гиппариона, первая фаланга значительно удлиняется по сравнению со второй.

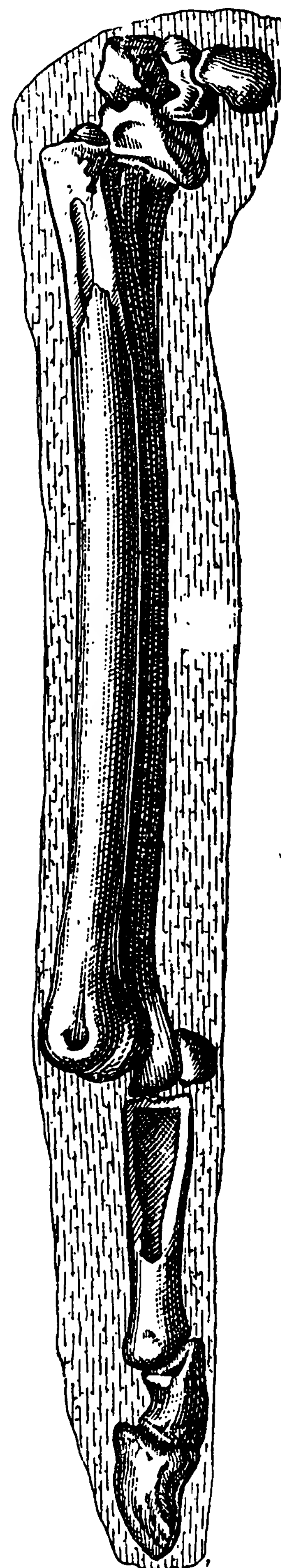
Третья фаланга, фаланга среднего пальца, или копытная (рис. 41, 42). Третья фаланга, та, что несет копыто, обнаруживает у анхитерия большое сходство с той же фалангой лошади, только она значительно площе и не несет снизу той большой выемки, которую мы видим при рассмотрении третьей фаланги лошади. По форме своей она заметно отдаляется от третьей фаланги типичных палеотериев, как *Palaeotherium crassum* и *P. magnum* (O. F. тб. 139, 142 [здесь рис. 63, 64]). Однако третьи фаланги *P. minus* из гипсовых отложений сильно отличаются от фаланг других



[Рис. 63. Фаланги *Palaeotherium crassum*]



[Рис. 65. Фаланги среднего пальца *Paloplotherium minus*]



[Рис. 64. Передняя нога *Palaeotherium magnum*]

палеотериев и по форме сильно приближаются к фалангам анхитерия, что видно довольно отчетливо на тб. V, Ost. [здесь рис. 65] и тб. 99, O. F. У лошади суставная поверхность для второй фаланги почти параллельна (или, по крайней мере, очень слабо наклонна) поверхности, на которой лежит копыто; у анхитерия, наоборот, фасетка эта образует с плоскостью почвы угол в 75°; вследствие такого соотношения, у лошади вторая фаланга расположена на третьей совершенно вертикально, а у анхитерия — значительно более наклонно. На рис. 45 изображена третья фаланга задней ноги *Equus Burchelli*; сравнивая ее с фалангой, изображенной на рис. 42, легко можно заметить различие в скошенности фасетки для второй фаланги. Кроме того, на передней части третьей фаланги заметна срединная расселина, которая видна также и у гиппарионов; она служила, быть может, для более прочного прикрепления копыта; находят также совершенно такую же расселину на третьей фаланге некоторых тапиров; я видел ее у зебры в Галерее Сравнительной Анатомии. Можно было бы найти еще несколько отличий, как, например, меньшая выемка верхнего края нижней стороны и др., но они мне кажутся незначительными, и не думаю, чтобы было полезно перечислять их всех. Среди нескольких фаланг, представленных в коллекции Ботанического Сада, фаланги, относящиеся к передней ноге, можно различить по своей более широкой форме и по тому, что они стоят более вертикально на почве, чем третья фаланга задней ноги.

Размеры	Анхитерий	
	3-я передняя фаланга	3-я задняя фаланга
Длина в передне-заднем направлении . . .	41	42
Поперечная ширина суставной поверхности	$28^1/_2$	26
Наибольшая поперечная ширина	44	42

ФАЛАНГИ БОКОВЫХ ПАЛЬЦЕВ

Первая фаланга. Я исследовал четыре первых фаланги, которые обнаруживали некоторые маленькие колебания в величине; но так как пока не найдена нога с естественно соединенными костями, невозможно высказать что-либо определенное о соотношении фаланг разных боковых пальцев между собой.

Форма первой фаланги не симметрична; изнутри, как и снаружи, она несет отогнутости, обращенные к оси ноги. Сторона, обращенная к основному пальцу, кроме того, значительно более уплощена, чем выпуклая наружная сторона. Верхний конец первых боковых фаланг сильно утолщен и массивен, в особенности в задней своей части.

Суставная поверхность для боковой плюсневой вогнута; посредине заметна бороздка для блокового выступа плюсневой. Нижний конец разделен бороздкой на две неравные части, наружная из которых продолжается назад, дальше внутренней, в соответствии с подобным выступанием наружной половины второй фаланги (рис. 42). Тело первой боковой фаланги очень слабо сужено посредине, значительно слабее, чем у гиппариона.

Вторые боковые фаланги. Вторая боковая фаланга по отношению к длине своей настолько расширена и утолщена, что кажется кубической; по сравнению с той же костью гиппариона она значительно мощнее; бугры, к которым должны были прикрепляться сухожилия flexor perforatus, выражены гораздо резче. Наружная половина верхней стороны выступает наверх и назад в виде выдающегося клюва (рис. 42). Нижний конец для третьей фаланги еще более асимметричен, чем головка для второй фаланги; ее наружная половина еще сильнее выступает наверх и назад, соответствуя очень асимметричной третьей фаланге.

ПЕРВАЯ БОКОВАЯ ФАЛАНГА

	Анхитерий			Гиппарион из Кюкюрона	
Длина	30	27	27	28	29
Ширина наверху	14	12$^1/_2$	12	9	9
Передне-задняя ширина	16	17$^1/_2$	15	15	15$^1/_2$
Толщина посредине	11$^1/_2$	11	10$^1/_2$	6	6$^1/_2$

ВТОРАЯ БОКОВАЯ ФАЛАНГА

	Анхитерий		Гиппарион из Кюкюрона	
Длина	15	16	10	9
Ширина наверху	13	14	11	10$^1/_2$
» внизу	11$^1/_2$	12	8$^1/_2$	8$^1/_2$
» в передне-заднем направлении	15	14	12	12

Третья боковая фаланга. Эта фаланга очень маленькая; она имеет форму прямоугольного треугольника, гипотенуза которого образует задне-нижний край, а правый угол расположен в верхне-переднем отделе. Она асимметрична; в ее задне-нижней части заметна довольно широкая выемка, предназначенная, повидимому, для прикрепления сухожилия flexor perforatus. Она не обнаруживает ощутительных отличий от соответствующей фаланги гиппариона.

РАЗМЕРЫ

	Анхитерий	Гиппарион из Кюкюрона
Передний край	20	23
Задний край	28	36
Передне-задняя ширина	17	22

ПОЗВОНКИ АНХИТЕРИЯ

До сих пор не посчастливилось никому найти полный скелет, как это имело место в отношении палеотериев из гипсовых отложений, вследствие чего число позвонков нам неизвестно; к счастью, мы обладаем некоторыми наиболее характерными позвонками, как атлант, эпистрофей и поясничный позвонок, которые смогут дать нам некоторые полезные сведения.

Атлант. Атлант анхитерия (рис. 40) обнаруживает полное сходство с той же костью маленькой лошади; сравнивая его с атлантом осла, мы абсолютно не видим серьезных отличий, но так как у единственного экземпляра, которым располагает коллекция Ботанического Сада, недостает поперечных отростков, возможно, что существовало некоторое различие в форме. При сравнении с атлантом палеотерия он обнаруживает существенное различие, определенно сближающее его с лошадью. Кювье на стр. 397, V т., Ossements fossiles дает следующее описание атланта *Palaeotherium magnum*: «По общему очертанию он стоит ближе к лошади, будучи более вытянутым в длину и менее — в ширину, чем у тапира, но канал для позвоночной артерии прорезает позади толщину поперечного отростка в сторону основания его, как у тапира, а не его верхнюю сторону, как у лошади»; анхитерий по этому последнему признаку совершенно отличается от палеотерия и тапира и приближается к лошади; его позвоночная артерия вместо того, чтобы прорезать основание, поперечного отростка, прорезает его верхнюю сторону (рис. 40,av), как у лошади. Все другие признаки являются также совершенно гиппоидными; лишь передняя выемка немного глубже, чем у лошади.

Эпистрофей. Я располагал лишь нижней половиной эпистрофея анхитерия (рис. 46); он обнаруживает полное сходство со вторым шейным позвонком лошадей и отличается от того же позвонка палеотерия своей шириной и формой processus odontoideus; этот последний не обладает уже закругленной формой, как у палеотериев, а образует вогнутый полуцилиндр, как у

лошадей. Шероховатости для прикрепления сухожилий и мышц выражены на атланте и эпистрофее анхитерия менее резко, чем на тех же позвонках лошадей.

Я имел также несколько позвонков, принадлежащих, повидимому, к дорзальной серии и не обнаруживающих никаких существенных отличий от тех же позвонков лошадей. Я изобразил (рис. 47) поясничный позвонок; он обнаруживает в задней части поперечных отростков те же характерные фасетки для следующего позвонка.

(Описание головы, зубной системы так же, как и реставрация всего скелета, составят вторую часть этого исследования.)

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

На всех таблицах буква А, помещенная позади цифры, означает анхитерия; буква Н — гиппариона, а буква D — *Equus Burchelli.*

ТАБЛИЦА I

Все изображения даны в $^1/_2$ натуральной величины.

Рис. 34. Три левых пястных *Palaeotherium medium*: mg — фасетка второй пястной для os magnum; un — фасетка средней пястной для unciforme. Наверху сечение этих трех пястных посредине (натуральная величина).

Рис. 35 А. Правый humerus; рис. 35 — верхняя головка: tmn — tuberculum minus; tmj — tuberculum majus; st — блоковый выступ.

Рис. 36 А. Левое pisiforme: cu — фасетка для ulna; py — фасетка для pyramidale.

Рис. 37 А. Лопатка: внизу ее сугавная поверхность; pc — processus coracoideus.

Рис. 38 А. Правая tibia; f — fibula.

Под рис. 36 — левый астрагал; ci — внутренняя фасетка для calcaneum; lc — продолжение наружной фасетки для calcaneum в виде язычка, соответствующего ln рис. 16.

Рис. 40 А. Атлант, вид сверху; av — отверстие для позвоночной артерии.

Рис. 41. Задняя левая нога анхитерия.

Рис. 42. Та же нога с внутренней стороны.

Рис. 43. Нижняя головка средней плюсневой с суставным выступом для первой фаланги.

Рис. 44. Первая фаланга анхитерия; проксимальная сторона.

Рис. 45. Копытная фаланга *Equus Burchelli.*

Рис. 46. Эпистрофей, нижняя сторона, виден уплощенный в виде полуцилиндра зуб для сочленения с атлантом.

Рис. 47 А. Radius и ulna связанные; внизу суставная поверхность тех же костей для запястья: sc — фасетка для scaphoideum; lu — фасетка для lunatum; p — для pyramidale.

Рис. 48. Последний поясничный позвонок с его суставными фасетками для sacrum.

Рис. 49. Acetabulum таза.

ТАБЛИЦА II

Все изображения этой таблицы даны в $^2/_3$ натуральной величины, за исключением рис. 31, 32 и 33, представленных в естественных размерах. На всех рисунках представлена левая конечность.

Рис. 1 А. Запястье анхитерия: s — scaphoideum, l — lunatum; m — os magnum; u — unciforme.

Рис. 2 Р. Нижняя суставная поверхность костей первого ряда запястья *Palaeotherium crassum*: s — scaphoideum; l — lunatum; p — pyramidale; td — фасетка для trapezoideum; tz — для trapezium; mg — две фасетки для os magnum; tm — ямка для заднего бугра os magnum; uc — фасетка для unciforme.

Рис. 3 А. Scaphoideum и lunatum анхитерия, нижняя поверхность; те же обозначения, что и для рис. 2.

Рис. 4 Н. Cuneiforme гиппариона: ul — фасетка для ulna; ps — фасетка для pisiforme; uc — фасетка для unciforme.

Рис. 5. Нижняя сторона unciforme *Equus Burchelli*; 3 m — фасетка для третьей пястной; 4 m — фасетка для четвертой пястной, 5 m — фасетка для рудимента пятой пястной.*

Рис. 6 H и 7 D. Нижняя сторона trapezoideum гиппариона и *Equus Burchelli*; 2 m — фасетка для второй пястной; mg — боковая фасетка для os magnum; t — фасетка для trapezium; 3m — задняя фасетка для третьей пястной.

Рис. 8 P, 9 A и 10 H. Левая unciforme *Palaeotherium crassum*, анхитерия и лошади: ln — фасетка для lunatum; py — для pyramidale; 3 m — фасетка для третьей пястной; 4 m — фасетка для четвертой пястной; 5 m — фасетка для рудимента пятой пястной.

Рис. 11 A, 12 H. Нижняя сторона unciforme анхитерия и гиппариона: 3m — фасетка для третьей пястной; 4m — фасетка для четвертой пястной; 5m — фасетка для рудимента пятой пястной.

Рис. 13 P, 14 A. Астрагал *Palaeotherium crassum* и анхитерия: sc — фасетка для scaphoideum; cu — фасетка для cuboideum.

Рис. 15 H. Запястье гиппариона с костями второго ряда: t — trapezoideum; m — os magnum; u — unciforme; V — рудимент пятой пястной.

Рис. 16 A. Calcaneum анхитерия; ai — внутренняя фасетка для астрагала; ae — наружная фасетка для астрагала; ln — язычок на наружном крае, превращающийся у лошади в фасетку; af — нижняя фасетка для астрагала; cu — фасетка для cuboideum.

Рис. 18 P, 17 A, 19 D. Соединенные scaphoideum и cuboideum *Palaeotherium crassum*, анхитерия и *Equus Burchelli*. Верхняя сторона; s—scaphoideum; c—cuboideum; cl —фасетка для calcaneum (это обозначение упущено на рис. 17 и 19, в которых

* [В таблице В. О. Ковалевского, воспроизводимой нами без изменения, фасетка для рудиментарной пятой пястной, расположенная внизу, ошибочно обозначена 3 m. — *Ред.*]

фасетка для calcaneum берет начало напротив буквы с); da — вдавленность для заднего клюва астрагала, который виден на рис. 14.

Рис. 21 P, 23 A, 22 D. Соединенные вторая и третья cuneiforme и cuboideum палеотерия, анхитерия и лошади. Нижняя сторона; с — cuboideum; cn2 — вторая cuneiforme, несущая у палеотерия лишь одну фасетку для второй плюсневой (рис. 21), и две фасетки — для второй и третьей плюсневой — у анхитерия и *Equus Burchelli*; cn3 — фасетка третьей cuneiforme для средней плюсневой. На рис. 21 видно, что эта фасетка ограничена третьей cuneiforme, а на рис. 22 и 23, что она расширяется и переходит на две соседние кости, второй cuneiforme и cuboideum.

Рис. 20 A. Плюсна анхитерия: с — cuboideum; s — scaphoideum; 2 + 3 cn — соединенные вторая и третья cuneiforme.

Рис. 34 P, 24 A, 25 H, 26 D. Проксимальная поверхность трех соединенных пястных *Palaeotherium medium*, анхитерия гиппариона и лошади. В этой серии рисунков заметно утолщение среднего пальца по сравнению с боковыми; uc — фасетка для unciforme; td, uc — две фасетки для trapezoideum и unciforme, характерные для современных лошадей.

Рис. 27 P, 28 A, 29 H, 30 D. Три левых плюсневых *Palaeotherium crassum*, анхитерия и *Equus Burchelli*; 1c — фасетка внутренней плюсневой для первой cuneiforme; 2c — фасетка для второй cuneiforme; cu — фасетка для cuboideum; x — заднее поперечное расширение medius у лошади, соответствующее x рис. 22.

Рис. 31 P. Средняя пястная *Palaeotherium magnum*.

Рис. 32 P. Третья и четвертая плюсневые *Palaeotherium medium* — для сравнения с серией 28—30.

Рис. 33. Нижняя (дистальная) поверхность scaphoideum анхитерия: 3 c — фасетка для третьей cuneiforme; 2c — фасетка для второй cuneiforme; 1c — фасетка для первой cuneiforme; cu — фасетка для бокового выступа cuboideum.

ТАБЛИЦА III

Рис. 50. Раздавленный череп анхитерия, $^1/_3$ естественной величины.

Рис. 51. Раздавленный череп молодого индивидуума с молочными зубами и сменными, заложенными в челюстных костях. Два задних коренных (m^1, m^2) находятся на месте; третий, m^3 еще скрыт в кости; d^1, d^2, d^3 — три молочных зуба, p^1, p^2, p^3 — три предкоренных, сменных; p^4 не сменяется.

Рис. 52. Полная серия коренных и предкоренных взрослого анхитерия, череп которого представлен в $^1/_3$ натуральной величины на рис. 50.

Рис. 53. Зубной ряд молодого индивидуума (голова, рис. 51); d^1, d^2, d^3 — три молочных коренных; p^4 не имеет молочного предшественника.

Рис. 54. Правая premaxilla с тремя резцами.*

Рис. 55. Нижняя челюсть взрослого анхитерия.

Рис. 56. Обе premaxillae сверху.

Рис. 57. Symphysis нижней челюсти в естественную величину. Средние резцы представляют уже чашечки эмали, столь характерные для лошадей.

Рис. 58. Первый предкоренной (p^4) и три молочных зуба головы (рис. 51), естественная величина.

Рис. 59. Коренной гиппариона, лишенный слоя цемента.

Рис. 60. Молочный коренной *Merichippus* (Leidy).

Рис. 61. Молочный коренной анхитерия.

Рис. 62. Коренной крупного палоплотерия.

Все эти четыре рисунка естественной величины.

Рис. 63. Нижний коренной палоплотерия.

Рис. 64. Нижний коренной анхитерия.

Рис. 65. Нижний коренной мерихиппуса.

Рис. 66. Нижний коренной гиппариона.

* [В таблице В. О. Ковалевского, воспроизводимой нами без изменения, этот рисунок ошибочно обозначен 52 (рисунок расположен между рисунками 52 и 58).— *Ред.*]

Рис. 67. Нижний левый клык анхитерия.
Рис. 68. Верхний правый клык анхитерия.

ЛИТЕРАТУРА

ЦИТИРУЕМАЯ В. О. КОВАЛЕВСКИМ В РАБОТЕ «ОБ *ANCHITHERIUM AURELIANENSE* CUV. И О ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ ЛОШАДЕЙ»*

Blainville, H. M. Ducrotay de 1864. L'Ostéographie paléontologique. Paris.

Christol, J. 1836 (?). Comptes-Rendus vol. XXIV.

Cuvier, G. 1836. Les recherches sur les ossements fossiles. Paris, 4-me édition.

Defay, Ch. 1783. La Nature considérée dans plusieurs de ses opérations. Paris.

Fraas, O. 1869. Die Fauna von Steinheim. Würtembergische Jahreshefte.

Gaudry, A. 1862. Animaux fossiles et géologie de l'Attique. Paris.

Gervais, P. 1850. Zoologie et Paléontologie française, 2 édition Paris.

Hensel, F. 1860. Ueber Hipparion mediterraneum. Abh. K. Akademie, Berlin.

Huxley, T. 1869. Anniversary address of the president of the Geologica· Society, Quart. Journ. Geol. Soc. London, v. 26.

Lartet, E. 1851. Colline de Sansans, Paris.

Leidy, J. 1852. The ancient fauna of Nebraska, or a description of remains of extinct Mammalia and Chelonia. University of Pennsylvania

Leidy, J. 1869. Extinct Mammalian Fauna of Dacota and Nebrasca. Journ. of the Acad. of Nat. Sciences of Philadelphia.

Meyer, H. V. 1834. Fossile Zähne und Knochen von Georgensgmünd. Frankf. a. M.

Peters, G. 1868. Zur Kenntniss d. Miocänwirbelthiere von Eibiswald Denkschr. Wien. Akad., XXX, S. 29.

Pictet, F. 1869. Matériaux pour la Paléontologie suisse, 5-me série. Mémoire sur les animaux vertébrés du terrain sidérolithique du Canton de Vaud.

* [Список составлен Л. К. Габуния. — *Ред.*]

ОСТЕОЛОГИЯ ANCHITHERIUM AURELIANENSE CUV. КАК ФОРМЫ, ВЫЯСНЯЮЩЕЙ ГЕНЕАЛОГИЮ ТИПА ЛОШАДИ /EQUUS/



ОСТЕОЛОГІЯ

ANCHITHERIUM AURELIANENSE Cuv.

КАКЪ ФОРМЫ

ВЫЯСНЯЮЩЕЙ ГЕНЕАЛОГІЮ ТИПА ЛОШАДИ (EQUUS).

Съ тремя таблицами рисунковъ.

Разсужденіе для полученія степени магистра по Геологіи и Палеонтологіи.

Д-ра Іенскаго Университета

В. Ковалевскаго.

КІЕВЪ

Въ университетской типографіи

1873.

Титульный лист первого издания



ВВЕДЕНИЕ

Из значительного числа млекопитающих форм, которые начинают встречаться в довольно большом числе и в хорошо сохраненном виде уже от начала нижнего эоценового периода, в особенности привлекают внимание палеонтолога многие миоценовые вымершие формы, которые, стоя на границе между эоценовыми, совершенно вымершими типами, не имеющими ничего сходного в современной природе, и еще ныне живущими типами, так сказать ближе нашему пониманию, представляют много черт, которые мы видим еще и теперь в современном творении. Миоценовые типы эти, занимая промежуточное положение между вполне нам чуждыми формами эоцена и хорошо знакомыми современными формами, служат соединительным звеном между обеими и дают нам в руки, при посредстве подробного остеологического исследования, средство объяснить вполне как строение современных, окружающих нас животных, так и тех эоценовых форм, которые, по своей отдаленности во времени, представляют уже мало родственных черт с ныне живущими. Вследствие этого, изучение вымерших форм миоценового периода является в высшей степени важным, как ключ к уяснению и нынешних и давно вымерших эоценовых типов. Насколько известно до сих пор, из эоцена в нашу эпоху

не перешел ни один genus млекопитающих, тогда как многочисленные genera миоценовой эпохи продолжают еще и ныне населять землю, хотя и представлены теперь другими видовыми формами. Из этого, однако, не следует выводить, будто я утверждаю, что все развитие млекопитающего мира произошло в промежуток времени между эоценом и современною эпохою, хотя подобные утверждения и делаются многими крупными авторитетами, как, напр., Дорбиньи[68] и Дана,[69] я держусь, напротив, скорее противоположного мнения и утверждаю чрезвычайную давность млекопитающих типов. Не говоря уже о том, что довольно многочисленные остатки млекопитающих (состоящие к сожалению только из челюстей) найдены в юре и даже может быть в триасе, но в пользу этой древности еще более говорит то обстоятельство, что в отложениях самой нижней эоценовой эпохи, в лондонской глине и в щелях мелового известняка Моремона и Эгеркингена,[70] выполненных эоценовыми мергелями, лежит уже целая богатая фауна млекопитающих, в которой все главные отделы ныне существующей фауны не только представлены, но разнообразие этих представителей в столь древнюю эпоху превосходит богатством все, что может представить себе самое живое воображение современного зоолога. В фауне этой мы замечаем только отсутствие сильно редуцированных форм, как, напр., лошадей, жвачных, кошек, т. е. форм, утративших в своем одностороннем развитии множество признаков и частей скелета, свойственных всякому млекопитающему типически, за то некоторые отделы, как напр. непарнопалые (*Perissodactyla*), представленные в современной природе только тремя формами (лошадью, тапиром и носорогом), имеют в то время до двадцати и более различных представителей; то же самое можно сказать о парнопалых (*Artiodactyla*),— жвачные и свиньи, вот и все, что представляет эта группа теперь; в эоцене же мы видим чрезвычайно много различных представителей этих двух отделов и вместо двух современных групп находим более десятка различных типов, из которых

каждый представлен во множестве видовых форм. То же самое можно сказать о хищных,— отсутствие сильно редуцированных и специализированных форм, каковы, напр. кошки, и огромное богатство более обобщенными и полными типами, каковы, напр., амфиционы.[71] При этом не нужно забывать, что мы знаем эту эоценовую фауну только мельком, из случайных счастливых находок; самые богатые по разнообразию залежи костей попадаются только в щелях более древних пород, куда остатки занесены потоками и где они предохранены от полного разрушения. Только те немногие остатки, которые завалились в подобные щели, спаслись от истирающего действия потоков, от растворяющего действия насыщенной углекислотою дождевой воды, все же, лежавшее на поверхности, уничтожено, кроме нескольких счастливых местностей, где, как, напр., в лигнитах Суассона,[72] мергелях парижского известняка, в гипсе и некоторых глинистых или прикрытых глиною слоях Англии, в которых кости были защищены от разрушительного действия просачивающейся воды. Но если даже эти случайные находки дали уже нам такое богатство млекопитающих типов, в сравнении с которым на современный мир нельзя смотреть иначе как на бедные, разрозненные остатки его, то каково же должно было быть действительное богатство этой вымершей фауны. Если место, занимаемое в современной природе одним млекопитающим типом, занималось в прежних периодах целым десятком, если на каждую современную форму приходится всегда множество различных ископаемых форм, * то трудно сомневаться в чрезвычайном разнообразии и полноте угасшего мира, который только теперь начинает мало-помалу развертываться перед глазами палеонтологов. Поневоле является вопрос, оценено ли это богатство вымерших форм млекопитающих палеонтологами и зоологами, и тут приходится ответить отрицательно,— до последнего времени решительно не оценено

* И притом не в последовательных этажах, а часто в одном и том же.

достаточно и только теперь сознание это начинает мало-помалу пробиваться наружу. Иначе, впрочем, и быть не могло, если мы примем во внимание то направление науки, которое было господствующим до последнего десятилетия.

Как для Кювье — основателя палеонтологии позвоночных, так и почти для всех последующих ученых, животные формы представляли собою нечто неподвижное, нерушимое, запертое навечно в пределы того, что согласились называть «видом». Все собрание животных форм было распределено в эти условные, а большею частью и произвольные перегородки «вида» и притом так, что каждый «вид» стоял особняком и не имел по теории решительно никакого генетического отношения к сходным видам. Каждый такой «вид» представлял единичный акт творения и работа натуралиста должна была ограничиваться точным описанием каждого такого акта творения — вида. Понятие это, проводимое неуклонно последователями и наследниками Кювье, закрывало всякую дверь истинно научному исследованию. В какую же научную систему можно было облечь ряд актов, по своему существу всемогущих и произвольных. Если каждый вид был в самом деле результатом творящего акта и если творящая сила могла всегда по произволу вводить этими актами новые формы в мир, то перед этим должно было остановиться исследование. Исследование могло ограничиваться только описанием тех форм, которые введены творящею силою в мир,— в результате явилась наука исключительно описательная, которую даже нельзя назвать и наукою, так как это слово предполагает законы и связь их в теорию, между тем как палеонтология и в значительной степени зоология после кювьеровского периода отвергали всякое теоретизирование и полагали главное достоинство науки в точном описательном методе. Направление это существует еще и поныне, представители его живы и многие из них принадлежат к числу деятельных и очень полезных членов ученой communauté. *

* Известно, что, напр., Бланшар[73] при спорах в Парижской академии,

хотя в настоящее время нравственное значение их стало совсем иным,— их уже нельзя назвать даже чисто научными людьми, они люди описательного направления, труды их чрезвычайно полезны, но только как материал, на основании которого другие представители науки возведут стройное здание обобщений и осветят голые факты теорией, которая представит их подчиненными более общим и неизменным законам. Только такое собрание фактов, освещенное связующей их теорией, может заслуживать название науки, все же остальное есть только материал для научных исследований, а не само научное исследование.

Но если подобные идеи обособленности, независимости форм, были господствующими в приложении к живущему миру, то они проводились еще неуклоннее в применении к вымершему, чему в особенности благоприятствовали геологи, утверждая полное отграничение и абсолютное отсутствие переходов животных форм из одной формации и даже из одного этажа в другой. Один из видных геологов нашего времени Дана в речи геологическому обществу в Нью-Йорке в 1860 году подробно рассказывает, как в течение третичного периода все население земли семь или восемь раз вымирало и столько же раз создавалось вновь, причем между последующими этажами не было будто бы ни одной общей формы, а к генетической связи их он относится как к величайшему заблуждению науки; я не привожу других, утверждавших то же самое, а имя их решительно легион. Под такими-то научными идеями совершилось все развитие палеонтологии,— все работавшие после Кювье старались главным образом о том, чтобы находить отличия между ископаемыми формами, связующих черт искали немногие, а так как идея генетической связи была изгнана, то никто и не думал о сопоставлении постепенно изменяющихся форм в строгие восходящие или нисходящие линии, проходив-

бывших по поводу выбора Дарвина в члены, заявлял, что у него нет идей в зоологии и что он гордится этим, что он ценит только точное описание существующих форм.

шие через несколько формаций. Эта тенденция, порожденная геологами-стратиграфами, различать во что бы то ни стало виды, лишь только они происходят из разных этажей, повела к тому, что стали на этом предвзятом факте отсутствия переходов различать между собою даже такие виды, которые, при всей доброй воле к разделению, оставались неразличаемыми; к Линнеевскому двойному имени рода и вида стали прибавлять еще третье название, обозначавшее слой, в котором найдена раковина. Так, напр., была какая-нибудь *Terebratula* spec. в лиасе, которую нельзя было отличить от другой попадавшейся в средней юре, но так как a priori хотели создать из обеих особые виды, то привешивали еще третье имя; одна была *Ter. spec. liassica,* другая *Ter.* spec. *ornati,* одно время Квенштедт[74] так расщедрился на эти тройные имена, что их появилось огромное множество и только довольно дружный протест многих дельных геологов спас палеонтологию от этого неудачного нововведения, противоречащего основным зоологическим понятиям, которые одни в этом случае решают дело. Это различение неразличимых видов, смотря по слою, где они попадаются, заставило однажды профессора Гексли, в одной из его речей, выразить мнение, что было бы очень счастливо для науки воспитать зоолога, который, зная превосходно систематику и зоологию, никогда бы не слыхал о слоях и ископаемых, и затем, чтобы этот зоолог определил бы виды без предвзятого понятия о том, в каком слое они встречаются. Многие палеонтологи, так Давидсон,[75] Грей[76] возражали, что это почти невозможно. Таким же образом и многие из остроумных французских геологов не раз издавали крик опасения, что «la science va sombrer» под тяжестью приблизительно 20 тысяч ископаемых видов. Все мыслящие исследователи начинали тяготиться подобным положением науки, уму было трудно обнять это огромное количество разнородных форм, которые по господствующему тогда взгляду были все вполне самостоятельны и независимы друг от друга и не представляли никакой генетической связи

ни в последовательные периоды, ни синхронически. И вот в это-то натянутое положение науки, когда лучшие исследователи стали ясно сознавать, что итти далее этим же описательным путем, без направляющего луча теории, невозможно, падает внезапно в виде законченной научной теории, плодотворная гипотеза Дарвина. Вероятно, ни одна научная теория не имела такого громадного и быстрого успеха, как эта, все мыслящие натуралисты тотчас же ухватились за нее и повели ее быстро дальше, принялась же она так потому, что упала на совершенно готовую почву. Недаром наш лучший ученый Бэр,[77] говоря о восторге, с которым была принята теория Дарвина некоторыми, напр. Геккелем,[78] выразился о нем, что он «Darwin's That mit so jubelndem Entzücken begrüsste, als ob er von einem Alp, der bisher auf der Kentniss der Organismen ruhte, sich befreit fühlte». Гегенбаур[79] и Геккель писали вскоре после появления ее — «uns fielen wie die Schuppen von den Augen». Всеобщее, радостное принятие теории объясняется еще и тем, что она не только не откинула ничего из прежних исследований, но напротив того, придала смысл и значение тому, что казалось даже в эпоху самого отчаянного специфицирования почти научным вырождением. Самые, повидимому, пустые, мелочные описания многих энтомологов, бесчисленные виды, построенные на незначительных признаках, напр. окраске крыльев, распределении пятнышек, форме шипиков, отростков и т. д.,— все это в свете новой теории получило вдруг огромный вес и цену, из всего этого создались вдруг переходы и каждая стадия, как звено цепи, получила вдруг значение, которого не имела никогда, пока рассматривалась как нечто отдельно стоящее, самостоятельное. Конечно, нельзя сказать, что мысль Дарвина была совсем нова, известно, что она существовала раньше,*

* Ведь даже координирование родов, порядков и семейств в известной последовательности в системе несло в себе зачаток идеи о их генетической связи и в этом смысле многие из самых ярых поклонников видовой неподвижности как будто отдавали невольную дань теории переходов.

но он первый уложил ее в столь добросовестное исследование, подтвердил ее такими важными и логическими соображениями, что принятие его теории можно назвать почти всеобщим.

Естественно, что самый сильный отголосок должна была найти «теория развития» в палеонтологии, но, к сожалению, вследствие особого сложения неблагоприятных обстоятельств, она почти вовсе не повела здесь до сих пор к важным фактическим результатам. Сам автор ее мало занимался ископаемыми формами; люди же, знавшие их подробно, слишком сжились с мыслью о их неподвижности и только с неохотою примирились с новыми идеями, другие же, которые и приняли ее с горячностью, не дали еще до сих пор никаких серьезных работ на этом поприще, кроме, может быть, работ Вудварда[80] и Дорна[81] о ракообразных. Предположений, опытов филиаций наделано горячими последователями множество, но все это остается только еще на степени смелых предположений, не подтвержденных подробным исследованием. К таким бесчисленным системам филиаций надо отнести и генеалогические таблицы, данные Геккелем; я не могу судить о степени их вероятности относительно беспозвоночных, но, зная по собственному исследованию ошибочность и неверность их относительно позвоночных, принужден отнестись к ним с большим недоверием.

Довольно поверхностные попытки в этом отношении с отрицательными результатами сделаны были Pictet[82] в его Succession des Gastéropodes et des Lammellibranches dans la formation crétacée. В пользу подобной же филиации в восходящих степенях написал весьма дельную статью Waagen[83] в Palaeontographica за 1870 год.

Но все эти попытки были делаемы над такими классами животных, остатки которых, сохранившиеся в ископаемом виде, не дают нам достаточного понятия об организации вымерших форм. Над иглокожими, остатки которых говорят уже многое, никто в этом смысле не работал, моллюски же, составляющие, так сказать, главный материал палеонтологии,

оставили нам только такие следы своего существования, которые говорят мало или ничего не говорят о внутренней организации, — именно раковину, т. е. часть, не имеющую никакого существенного отношения к организации обитающего ее животного, так что об организации совершенно вымерших родов, как, напр., *Eligmus*,[84] *Nerinea*,[85] *Maclurea*,[86] *Euomphalus*,[87] *Hippurites*,[88] *Caprina*,[89] мы не можем составить себе никакого понятия по их раковинам, как бы хорошо эти последние ни были сохранены и как бы подробно мы ни описали и ни подразделили их по форме и внешним украшениям, так как всякая возможность сравнения с ныне живущими типами отнята у нас.

Совершенно иное положение занимают ископаемые позвоночные, самая существенная часть их, скелет, и представляет ту часть, которая сохраняется в ископаемом виде, а скелет этот тотчас же дает нам понятие о всей организации и даже о положении не сохранившихся частей, как напр. нервов, по отверстиям их выхода и мышц по пунктам их прикрепления. Поэтому, во многих случаях, хорошо сохраненные остатки позвоночных доставляют нам почти такие же услуги, как будто мы имели бы перед нами живое животное и это тем более, чем выше позвоночное по своему положению, чем оно занимает более высокое место в системе. Так для рыб нам нужны очень полные скелеты, чтобы составить себе достаточное понятие о их организации, * для пресмыкающихся также необходимо довольно много остатков всего скелета для полного воссоздания вымерших типов, но, переходя к млекопитающим, коррелятивность всех частей скелета между собою становится так велика, организация так специализирована, одна известная часть так неизменно предсказывает другую, что уже сравнительно немногие остатки достаточны для того, чтобы составить себе совершенно полное понятие о вымершем типе, и часто довольно

* Вот почему палеонтология рыб, основанная часто лишь на внешних признаках, до сих пор в таком жалком положении.

двух-трех маленьких костей carpi или tarsi, чтобы иметь вполне верное представление о форме, которой они могли принадлежать. Эта определенность организации млекопитающих, это строгое соотношение всех частей их скелета делает этот класс в высшей степени драгоценным для изучения ископаемых организмов и для решения многих научных вопросов о филиации животных форм. Предмет этот, к сожалению, до сих пор почти не тронут точным исследованием, более того, даже точное и подробное изучение остеологии ископаемых форм находилось в полном застое со времени бессмертного творения Кювье «Sur les Ossements Fossiles». Число вновь открываемых форм умножалось, умножались и их имена, создавались новые роды и виды, но о точном изучении их скелета думали недостаточно. Кроме нескольких исключений, представляемых точными описательными работами Р. Овена, Бронна,[90] Мейера, Фальконера,[91] большинство палеонтологов, занимавшихся млекопитающими, не шли далее изучения зубной системы и на ней основывали свои новые genera, и как только новое имя было дано, так, казалось, форма теряла всякий интерес и вопросы о Priorität имен занимают в палеонтологической литературе гораздо больше места, чем самое исследование форм. С начала шестидесятых годов, однако, начинается перелом в палеонтологии млекопитающих, и превосходные работы Годри, Рютимейера и Гексли положили начало новой эры науки об ископаемых.

Как со стороны упомянутых мною ученых, так и со стороны лучших сравнительных анатомов нашего времени не раз высказываемо было желание, чтобы теоретические догадки о филиации форм, порожденные переворотом, вызванным теорией Дарвина, были прослежены когда-нибудь на самом деле, при помощи подробного и строгого остеологического исследования какого-либо семейства млекопитающих и его наследников во времени. Одною из интереснейших форм в этом отношении представлялась лошадь, и это по многим причинам. Во-первых, уже по своему скелету, как единственное животное, которое

опирается на землю всего только одним пальцем, развитым так сильно, что этот один палец принял на себя все обязанности, отправляемые у других форм того же семейства тремя и даже четырьмя пальцами; во-вторых, самая новизна этой формы, столь распространенной в наше время, вызывала на размышление, так как в самом деле лошадь есть одно из самых новейших животных нашей планеты и, насколько известно до сих пор, может быть даже новее появления человека или по крайней мере современна ему,— так как до сих пор она не была никогда находима ниже пределов верхней третичной формации (плиоцена),* а следы человека, по мнению некоторых весьма дельных палеонтологов, как напр. аббата Буржуа,[92] попадаются и, может быть, ниже этого периода. Впрочем, хотя относительная древность человека и лошади есть предмет спорный, не подлежит однако сомнению, что лошадь вместе с такими сильно редуцированными формами, как *Bovidae* в группе парнопалых, принадлежит к числу новейших обитателей нашей планеты. Уже давно, в 1830 году, находка гиппариона в верхнем миоцене, Каупом[93] и Кристолем, тотчас же показала значение двух маленьких добавочных костей по обеим сторонам 3-го metacarpi и metatarsi лошади, и нужна была вся упорная вера в неподвижность вида и тем более рода, чтобы этот факт не вызвал идею о генетической связи этих обоих родов. Только с 1860—65 годов начинаются серьезные намеки на генеалогию лошади, и Гексли в одной из своих речей Лондонскому геологическому обществу говорит, хотя предположительно только, о том, что лошадь может происходить от *Plagiolophus minor*, через *Anchitherium aurelianense* и *Hipparion*. В переходе от *Hipparion* к *Equus* не сомневался в последнее время уже никто. Рютимейер в своей «Vergleichende Odontographie der Hufthiere» и Гензель в своей монографии «Ueber das *Hipparion mediterraneum*» прямо

* *Equus sivalensis* лежит, повидимому, выше комплекса слоев, содержащих известную фауну Сиваликских холмов.

говорят это; сомнительно для всех остается родство вдаль, переходя в средний миоцен и особенно в древние третичные отложения, так что даже Годри, в своей превосходной работе о фауне Pikermi, сомневается еще в истинном непосредственном родстве лошадей по восходящей линии, хотя, конечно, и ставит *Anchitherium*'а на одно из мест по восходящей.

Находясь в Париже весною и летом 1871 года и пользуясь закрытием музея для публики вследствие политических событий этого времени, я имел случай, благодаря любезному содействию професс. Жерве, Годри и Мильн-Эдвардса, перенести все оригиналы Парижской фауны, которые служили для описаний Кювье и Блэнвилля, в лабораторию сравнительной анатомии и подвергнуть их там подробному разбору и сравнению с ныне живущими типами и с теми многочисленными ископаемыми остатками, которые открыты после Кювье. И хотя Блэнвилль и имел почти весь этот материал в своем распоряжении, но в настоящее время никто не сомневается, что все труды Блэнвилля по палеонтологии служили только к затемнению предмета, а палеонтологический текст его остеографии представляет весьма печальный памятник его бесплодной карьеры на этом поприще и способствовал немало тем ложным взглядам, которые так часты в палеонтологии млекопитающих. Таблицы остеографии исполнены прекрасно, но употреблять их можно очень критически, только зная оригиналы и исключая и разделяя все, что так неразумно и неосновательно соединено Блэнвиллем в его сильной ненависти ко всему, что сделал Кювье.

Чтобы та форма, которую я выбрал как предмет моей диссертации, не казалась бы столь чуждою, вырванною из большого количества малозначащих имен, которыми переполнена палеонтология, я принужден сказать несколько слов о ее положении в системе и о том, как смотрели и смотрят еще на тот отдел млекопитающих, к которому она принадлежит, сравнительные анатомы новой и старой школы.

Одною из величайших ошибок, сделанных Кювье, и последствия которой еще и до сих пор имеют чрезвычайно печальное влияние на самое развитие здравых понятий о зоологии и палеонтологии млекопитающих и стесняли это развитие до последнего времени, было принятие и утверждение им того отдела животных, который известен под именем толстокожих (Pachydermes). Формы, не имевшие между собою абсолютно ничего общего, кроме некоторых внешних аналогий, различные по происхождению, строению скелета, эмбриональному развитию, были соединены вместе в одну большую группу пахидерм, представители которой считались близко родственными между собою, между тем, как жвачные и лошади, имевшие самое близкое коренное сродство со многими из так называемых «толстокожих», удалены от них и поставлены в две особые группы «жвачных и однокопытных». Только те, которые проследили подробно все развитие палеонтологии млекопитающих со времени Кювье, которые видали, как почти каждый вновь открываемый и важный тип обсуждался ложно, благодаря этому невозможному делению, только те могут судить вполне о всем вреде, который принесла науке неестественная группа толстокожих. Для развития научной палеонтологии она была камнем, который мы едва начинаем расшатывать теперь, но падение которого, к счастью, уже совершенно несомненно. Впрочем, надо заметить, что во время Кювье зло это было совсем не так велико, оно росло с развитием палеонтологии млекопитающих и хотя впоследствии против него и старались действовать, ограничивая пределы прежнего порядка и выделяя из него слонов и дамана, однако еще и до сих пор неблагоприятное влияние этой системы очень чувствительно и кончится только тогда, когда самое имя толстокожих изгонится из зоологической номенклатуры. Толстокожие Кювье соединяли в себе такие разнородные формы, как слоны, носороги (тапиры), гиппопотамы (свиньи), т. е. животных, не имеющих между собою ничего общего, тогда как из них были исключены такие формы, как

лошади и жвачные; если же мы примем в соображение, что эти две последние группы составляют явление сравнительно чрезвычайно новое в истории земли, то в результате и вышло, что все предки их были причислены к толстокожим, а они отделены в особую группу, в два особые порядка, равняющиеся по важности толстокожим. Все, находимое в ископаемом виде, что не было жвачным или лошадью, сваливалось в гетерогенное сборище пахидерм, и таким образом огромное большинство ископаемых форм попало в так называемые «толстокожие», т. е. в сборище самых разнородных форм, часто не имеющих между собою решительно ничего общего. Р. Овен[94] пытался поправить дело введением строгого разграничения понятий о парнопалых и непарнопалых, *Artiodactyla* и *Perissodactyla* в пределах Кювьеровских *Ungulata,* из которых при этом исключаются хоботные и даман, но, приверженец и ученик Cuvier, Овен не хотел коснуться одного из главных подразделений своего великого учителя, и отдел «толстокожих» удержан и им, хотя в него и входят безразлично представители обеих главных овеновских групп.

Но здесь я принужден еще оговориться; нет сомнения, что Кювье был гений чисто описательный и хотя никто лучше его не понимал внутренней связи, существующей между различными отрядами, связи, которая открывалась ему, благодаря основательному знакомству с остеологией и анатомией позвоночных, но он как будто нарочно удалял от себя всякую мысль о возможности генетической связи между ними. Недавнее фиаско ламарковской теории и упорная борьба самого Кювье с Сент-Илером еще больше укрепляли его в этом взгляде на полную обособленность всех животных форм. Однако гениальный исследователь не мог удовлетворяться таким изучением животного мира, которое сделалось господствующим после него, внешних форм было для него мало, и все работы его служат нам и до сих пор образцом добросовестного исследования не только внешних признаков, но и анатомии млекопитающих.

Достойный современник его Меккель[95] употреблял тот же метод, в приложении исключительно к живущим формам, в Германии. Не довольствуясь подробным изучением остеологии живых и вымерших форм, Кювье начинает обширное исследование миологии млекопитающих, исследование, которое умирает вместе с ним, чтобы возродиться в шестидесятых годах с новою энергиею, благодаря усилиям целой фаланги английских анатомов, за которыми в последнее время начинают следовать и в Германии. Кювье открыл натуралистам новый, неведанный мир ископаемых форм, но последователи его работали больше над увеличением разнообразия этого угасшего мира, нежели над точным изучением его. Мои слова могут показаться преувеличением, а между тем это факт, что после Кювье и до последнего десятилетия, за исключением нескольких работ Овена об ископаемых млекопитающих Южной Америки, палеонтологи не дали нам ни одной полной остеологической монографии ни об одном угасшем роде *Ungulata*, все описанное до шестидесятых годов касается таких genera, которые и в настоящее время еще живут на земле. Все внимание палеонтологов обратилось на зубную систему, так как она давала достаточно признаков для основания новых родов и умножения имен, скелет же был решительно забыт, так что хотя после Кювье число новых родов и даже семейств умножилось до крайности, однако сведения наши о строении угасшего мира едва ли становились полнее, умножались лишь имена. И как только под влиянием нового направления многие из мыслящих сравнительных анатомов и зоологов попробовали набросать хотя очерки филиации млекопитающих, им пришлось обратиться к палеонтологическим данным, но здесь они находили только основательные работы Кювье и затем почти негодный для употребления материал, накопленный последующим поколением; этот последний, богатый числом родов и видов, был так беден остеологической основой, что решительно не давал ничего, и мы видим странное зрелище, что Рютимейер и Геккель, а за ними и другие, набра-

сывая родословные млекопитающих родов, выводят почти весь млекопитающий мир из genera, описанных Кювье; свидетель этого поневоле спрашивает себя, неужели все время, прошедшее с 13-го года, когда Кювье окончил свое исследование позвоночных, не принесло ничего нового, и в шестидесятых годах приходится довольствоваться материалом 13-х годов, т. е. времени самого первого зарождения палеонтологии,— на самом же деле оно так, последующие труды были так недостаточны, что не давали материала для серьезных обобщений, и приверженец теории развития с некоторым смущением видит, как в таблицах Геккеля редуцированные древнетретичные роды, как *Anoplotherium*, имеющие всего два пальца на всех ногах, дают начало всей богатой фауне жвачных, из которых многие имеют четыре развитых пальца (*Tragulidae, Hyaemoschus*), и свиней, которые все четырехпалы; трехпалые же Palaeotheres дают начало древним четырехпалым носорогам. Таким образом недостаточность опубликованных материалов заставляет самых преданных дарвинистов при выполнении самой важной, существенной задачи их — построении филиационных линий, фальшивить всю дарвиновскую теорию и навязывать ей такие факты, которые низводят ее опять со степени научной теории на степень ламарковских предположений. Ведь несомненно, что одно из краеугольных положений теории развития, в приложении к позвоночным, состоит в том, что она есть исключительно теория редукции, число типичных частей может всегда только уменьшаться по нисходящей линии и никак не может увеличиваться, по крайней мере мы не знаем ни одного примера этому, скелет предков всегда богаче, число отдельных костей в нем всегда больше, чем скелет потомков, ставя же двухпалого *Anoplotherium* в родоначальники, напр., свиней и многих четырехпалых жвачных, это коренное основание дарвиновой теории нарушалось самими защитниками ее. Извинением такой непоследовательности служит одно, скелет других ископаемых типов не исследован и всем, кто желает теоризировать, прихо-

дилось черпать только из Кювье или итти к источникам, к неописанному материалу, а это, по централизированию его только в нескольких больших коллекциях Европы, дело трудное.

На самом же деле типы, описанные Кювье, играют весьма малую или почти никакой роли в родословной млекопитающих, тогда как остатки, находимые в большом количестве в эоценовых слоях Швейцарии, на границе эоцена и миоцена в центральной Франции и в Англии принадлежат к самым важным типам в родословной млекопитающих и далеко превосходят по своему значению типы парижского гипса.

Родословные млекопитающих, предложенные Геккелем, грешат уже в своем корне, производя четырехпалых свиней от двухпалых аноплотериев, грешат они также сильно и в подробностях и решительно не могут иметь места в рациональной палеонтологии; вдаваться, однако, в разбор этого вопроса было бы неуместно здесь, и я позволяю себе только сказать несколько слов о том отряде, к которому принадлежит форма, выбранная мною для диссертации.

Если выделить из *Ungulata* Кювье хоботовых и дамана, то у нас останется еще огромная группа млекопитающих, к которым в современной природе принадлежат тапиры, носороги, лошади, гиппопотамы, свиньи и жвачные. Группа эта чрезвычайно резко отграничена со всех сторон и не представляет решительно ни одного переходного типа к другим соседним группам, она стоит совершенно особняком и доказывает этим самым, что отделение ее от других млекопитающих произошло в столь отдаленный период, что все промежуточные формы успели совершенно исчезнуть, оставив группу *U gulata* в такой изолированности. К этой группе принадлежат многие прирученные животные, стоящие всего ближе к человеку, и большее или меньшее развитие форм этой группы составляет всегда известный основной характер всякой фауны.

Вот этот большой отдел млекопитающих распадается чрезвычайно естественно на два большие порядка, названные

Овеном парно- и непарнопалыми (*Artio-* и *Perissodactyla*), и мы имеем в наших системах мало делений столь резких и столь безусловных (durchgreifend), как это. Надо заметить однако, что самые названия эти не строго точны, так как есть типические непарнопалые, имеющие спереди по 4 пальца (*Aceratherium, Tapir*), и есть весьма типичные парнопалые (*Anoploth. tridactylum*), имеющие на всех 4 ногах по три пальца,— различие заключается скорее во всем механизме ноги; у непарнопалых вся тяжесть тела падает на центральный средний (3-й) палец ноги и боковые пальцы располагаются как лучи по обе стороны этого центрального луча. У парнопалых же тяжесть тела падает на два смежные пальца ног и рук (3 и 4 пальцы) и они-то преимущественно поддерживают все тело. С этим различием соединяется и коренное различие всех костей ноги, особенно astragalus, который у первых с одиночным верхним блоком, а у вторых с двойным. Между обоими порядками в настоящее время нет решительно ни одной промежуточной формы, факт, доказывающий, что разделение их произошло давно. Более того — уже с самых древнейших третичных отложений *Ungulata* представляют нам то же самое резкое разделение на эти две группы без взаимных переходов, и только постоянно увеличивающееся число общих черт, представляющихся нам в некоторых частях из скелета, ясно указывают, что чем далее мы прослеживаем их в глубь третичных отложений, тем очевиднее представляется сходящееся направление обоих порядков, и встреча обеих линий, вероятно, и совершается в какой-нибудь форме среднего или даже нижнего мелового периода. Таким образом, глядя на процесс развития с обратной стороны, мы можем сказать, что, по отделении от прочих млекопитающих, эти первичные Ungulata распались дихотомно на две линии: на парно- и непарнопалых, но так как распадение произошло еще в меловой период, а мы не имеем остатков древнее нижнего эоцена, то и индиферентные или промежуточные формы, несомненно существовавшие близ места

деления, успели совершенно исчезнуть до начала третичного периода, когда обе группы являются уже резко отделенными друг от друга. Разделившись однажды, обе группы следуют своим односторонним путем, ни мало не смешиваясь между собою. Одна из них, группа парнопалых, однако, распадается вновь на две меньшие подгруппы, причем механизм ноги остается совершенно тот же и различие касается только зубной системы; именно у одной группы мы находим зубы полулунной формы (*Paridigitata Selenodonta,* Lobenzähner), у другой зубы, покрытые бугорками (*Paridigitata Bunodonta s. Suina,* Hockerzähner). В своем дальнейшем развитии подгруппы эти дают начало нашим современным жвачным и свиньям. Когда произошло это разделение парнопалых, невозможно сказать с точностью, может, непосредственно при отделении от первичных *Ungulata,* может, и позже, — верно только то, что еще в среднем и даже верхнем эоцене мы находим в форме зубов промежуточные формы между обеими подгруппами (так напр. *Rhagatherium,*[96] *Choeropotamus, Dichobune*), а это указывает, что место деления лежит не так далеко.

Таким образом уже в древнейших слоях нижней третичной формации мы находим все три порядка, на которые распадаются *Ungulata,* резко разделенными, а этого уже достаточно, чтобы опровергнуть все предложенные родословные, которые не идут дальше верхнего эоцена и хотят видеть в редуцированном, очевидно вымирающем *Anoplotherium,* прародителя двух таких богатых порядков, как жвачные и свиньи.

Вот в самой простейшей форме образ происхождения наших *Ungulata*; в предложенную схему укладываются решительно все случаи и из нее нет ни одного исключения. Надо заметить только, что каждая из этих трех групп была развита в эоцене и миоцене с таким богатством, о котором мы в настоящее время почти не можем составить себе понятия; всякий отдел представлен множеством самых разнообразных genera, а величина представителей этих родов колеблется в границах, о которых современные натуралисты, изучающие только бедные, живу-

щие доныне, разрозненные обрывки некогда богатой и стройной фауны, с трудом могут составить себе понятие. Так в семействе *Hyopotamidae* самые мелкие представители (*Hyopotamus Renevieri*) не больше крыс, самые же крупные (*Anthracotherium magnum*) равняются гиппопотаму. *Palaeotherium minimum* не больше кролика или зайца, *Palaeoth. magnum* равен носорогу. Разве жвачные, развитые весьма богато в современную эпоху, могут представить хотя и не такие, но аналогичные различия, напр. *Antilope pygmea*, с одной стороны, и *Oreas canna*, с другой.

Группа непарнопалых (к которым принадлежит и описываемая мною форма) развита тоже чрезвычайно роскошно; современный натуралист, которому известны только три формы этого типа: тапир, носорог и лошадь, поражен удивлением при виде разнообразия его в эоценовую и миоценовую эпоху. Не пройдет и полвека, как из всей группы останется только одна лошадь, так как тапир и носорог быстро исчезают по мере заселения человеком тех местностей, где они еще сохранились до сих пор. Глядя на бедность современных форм, палеонтолог может с гордостью указать на эоценовых *Coryphodon*,[97] *Pliolophus*,[98] *Lophiodon*, *Propalaeotherium*,[99] *Plagiolophus*, *Palaeotherium*, *Anchilophus*,[100] *Hyracotherium*, *Pachynolophus*;[101] миоценовых *Hyracodon*,[102] *Aceratherium*, *Rhinoceros*, *Anchitherium*, *Merychippus*, *Hipparion*, *Tapirulus*,[103] *Titanotherium*,[104] *Macrauchenia*, к которым дальнейшие исследования прибавят еще множество новых.

В этой богатой фауне эоцена и миоцена одно из очень видных мест занимают палеотерии, впервые описанные Кювье из Парижского гипса, но найденные затем почти во всех пресноводных верхнеэоценовых отложениях Европы и, в виде заносов, даже в морских отложениях того же яруса. Благодаря точному описанию Кювье форма эта сделалась весьма важной в палеонтологии и в то же время чем-то вроде шаблона, с которым сравнивали все находимые впоследствии ископаемые типы непарнопалых млекопитающих, а с возрождения естественных наук под оживляющим влиянием теоретических

взглядов, проникших в науку с конца пятидесятых годов, значение палеотериев удесятерилось. На них решительно стали смотреть как на источник, как на примитивную форму, из которой произошли все последующие непарнопалые, что могло только усилиться с того времени, когда такой тонкий знаток ископаемого млекопитающего мира, как Рютимейер, под влиянием ошибочной, предвзятой идеи о сходстве molares и premolares у всех непарнопалых (идеи, возведенной им в закон и почерпнутой только из изучения живых форм, тогда как закон этот разбивается при проверке его помощью ископаемых) отделил лофиодонтов от непарнопалых и поставил их рядом с аноплотериями. Несмотря однако на важность палеотериев эоценовой эпохи, им никак нельзя придавать такого обобщенного значения; несомненно они очень важны по чрезвычайному богатству видовыми и подродовыми формами, но они далеко не составляют Thiermagma, от которой произошли все прочие непарнопалые, а служат только представителями одной ветви этой группы, из которой под влиянием весьма разнообразных внешних условий, соединенных с переменою пищи, появлением огромного числа граминей к концу эоценовой эпохи * и расширением материков, развилась уже более специализированная группа анхитериев, давшая начало похожему на лошадь гиппариону, от которого, наконец, совершенно несомненно, к концу миоцена развилась лошадь.

Но сам палеотерий есть далеко не примитивная форма, а предполагает целый ряд других форм *Ungulata,* предшествовавших ему во времени,— скелет его представляет уже значительную редукцию (обеднение типическими частями). У многих ulna и radius уже срастаются между собою, а число пальцев на manus и pes снизошли до трех, с рудиментом четвертого (V) на manus. Уже этот рудимент ясно указывает на происхождение от такой формы, у которой вместо рудимента был раз-

* Мнение Сапорты.[105]

вит функционирующий палец, пример чему мы можем видеть на современных носорогах, которые обладают таким же рудиментом, тогда как многие миоценовые формы их снабжены четырьмя пальцами спереди. Одним словом эоценовый палеотерий относится к своему неизвестному доэоценовому предку точно так же, как современные и плиоценовые носороги к миоценовым четырехпалым формам. Когда именно жил этот четырехпалый предок, мы сказать не можем, но существование его составляет теоретически несомненный факт. Здесь является весьма важный для теории развития и для всей палеонтологии *Ungulata* вопрос. Типичное число пальцев в классе млекопитающих и вообще позвоночных выше рыб есть пять, с каким же числом пальцев отделились прародители наших *Ungulata* в эту группу, и существовали ли когда-либо настоящие *Ungulata*, имевшие пять пальцев? Самые полные живые и ископаемые формы представляют всегда только четыре пальца, 1-й (большой палец, pouce) неизменно утрачен, и до сих пор мы не знаем ни одной ископаемой или живущей формы, у которой бы был хотя след (рудимент) этого утраченного первого пальца. Все, что Кювье и Блэнвилль называли «rudiment de pouce» у ископаемых гипса, оказалось следствием неточностей; их «pouce» есть trapezium или cuneiforme 1-*m* типичной ноги и руки. То же самое следует сказать о «Daumen», который описал Hensel в своей превосходной монографии гиппариона. В новейшее время проф. Дерптской ветеринарной школы Розенберг весьма подробно исследовал этот вопрос, начиная с самых молодых стадий зародышевого развития, и пришел к заключению, что 1-й палец не существует ни на одной из них, из чего можно вывести заключение, что он чужд типу *Ungulata* и что они отделились от общего предка уже четырехпалыми. Весьма подробное исследование всех известных ископаемых видов в этом отношении дало мне тоже отсутствие всякого следа рудимента 1-го пальца. Гексли, по устному сообщению, пришел к тому же результату после весьма подробного исследования этого вопроса, и в на-

стоящем состоянии наших знаний мы можем принять, что *Ungulata* отделились от прочих млекопитающих уже четырехпалыми и что первый палец никогда не существовал в этом типе.

Таким образом все ископаемые *Ungulata* начали свое существование с четырьмя вполне развитыми пальцами, и четырехпалые формы, принадлежащие ко всем трем главным отделам: *Imparidigitata, Paridigitata selenodonta* и *Paridigitata bunodonta s. Suina,* известны нам весьма подробно в ископаемом состоянии, и притом чем древнее слой, тем больше в нем полных, нередуцированных, т. е. четырехпалых *Ungulata.* Обратим внимание теперь на то, что у всей этой группы *Ungulata* конечности никогда не служат органами схватывания, а только органами опоры, и не служили никогда для первой цели, начиная с выделения этой группы из общей массы млекопитающих. Следствием этого необходимо должно было явиться упрощение органа, служившего исключительно для одной только опоры тела. И на самом деле вся история *Ungulata,* начиная с древних третичных отложений и до современного периода, представляет стройное гармоничное целое, все отдельные представители которого стремятся к одной цели — упрощению локомоционного аппарата,— животные в этой группе не становятся выше по развитию, напротив умственно они, вероятно, гораздо ниже своих предков, организация их специализируется и развивается только в одном одностороннем направлении. Как мы уже сказали выше, число различных четырехпалых родов всех трех групп очень велико в древних и средних третичных отложениях, чем выше мы подымаемся в осадках кверху, тем число их становится меньше, причем начинают появляться в каждой группе более специализованные формы, которые, очевидно, ведут успешную борьбу за существование со своими более обобщенными родичами, мало-помалу вытесняют их и занимают их место. Разбирать все фазы этой борьбы, которая неизгладимо отпечаталась в скелете форм, следовавших друг за другом во времени, потребовалось бы слишком много

места, но резюмировать ее можно в нескольких словах, именно: Все *Ungulata* начали свое существование в виде четырехпалых форм, все подверглись этому редуцирующему влиянию, этой специализации, упрощению, и все в новейшей третичной эпохе выработали из себя однопалые формы, которые становятся господствующими и заселяют всю землю,— я предлагаю назвать эти крайние редуцированные типы каждой формы кульминационными типами, в них формы достигают крайней степени одностороннего развития, итти далее которого для организма невозможно.

Группа непарнопалых, распространенная в большом числе родовых форм во всем эоцене и в нижней части миоцена, вырабатывает к середине третичной эпохи более специализованные формы анхитерия и гиппариона и кульминирует в однопалой лошади, которая почти вытесняет все остальные формы и распространяется по всей земле.

Группа парнопалых с полулунными зубами кульминирует в однопалых * жвачных, которые в настоящее время исключительно господствуют на земле. Наконец группа парнопалых с бугорчатыми зубами (*Suina*), развитие которой вследствие особых обстоятельств совершается тише других, только теперь приближается к кульминационному пункту в форме южноамериканских пекари, которые практически стали однопалыми, так как средние пальцы их ног (и часто рук) срастаются в один палец, а боковые совсем не касаются земли и начинают исчезать вовсе; так наружный боковой палец ноги уже исчез совершенно.

Рядом с этими специализованными типами сохранились в благоприятных местностях, защищенные от конкуренции более приспособленных родов, некоторые старые типы, как напр. тапир, гиппопотам, *Hyaemoschus,* но уже изолированное и ничтожное видовое разнообразие их доказывает, что это только остатки древней богатой фауны, доживающие свой век.

* Хотя однопалость эта только аналогична лошадиной, так как одиночные metacarpus и metatarsus жвачных (их canon) состоит из сращения 3-го и 4-го пальцев.



ОСТЕОЛОГИЯ
ANCHITHERIUM AURELIANENSE CUV.

Форма, составляющая предмет моей диссертации, и принадлежит к числу таких промежуточных звеньев, стоящих между отдаленными типами эоцена и современным родом *Equus*. Первое известие о ней сообщил еще Кювье, получивший из миоценовых известняков Монтабюзара, близ Орлеана, несколько хороших остатков. Кювье не обратил большого внимания на эту новую форму и поставил ее просто как новый вид своих палеотериев, под именем *Palaeotherium d'Orleans* (*P. Aurelianense*). В 1832 году Г. Мейер нашел много остатков этого вида в миоценовых мергелях Баварии, в Георгенсмюнде, и, после весьма точного исследования их, решил, что они представляют достаточно различий для нового родового отдела, который он и назвал *Anchitherium* с оставлением прежнего видового названия. Вскоре после Мейера, Кристоль, из Тулузы, не зная работы Мейера, адресовал краткое сообщение в Парижскую Академию наук, указывая на различие орлеанского палеотерия от палеотериев из гипса; наблюдатель остроумный и тонкий, Кристоль, хотя и не имел в своем распоряжении хороших материалов, однако заметил в скелете этой новой формы явное стремление к лошадиному типу, почему он и предложил назвать кювьеровского *Palaeotherium d'Orleans* — *Hip-*

paritherium. Однако так как первенство было очевидно за Герм. Мейером, то название, данное им, и удержалось в науке. После работ Мейера и Кристоля наступает для анхитерия застой в описаниях; в разных местностях Европы находят от времени до времени остатки его, появляются краткие заметки, констатирующие факт находок, но существенного не появляется ничего. Об описании, данном Блэнвиллем, можно сказать то-же, что оно совершенно недостаточно, и хотя таблица, данная им в остеографии, заключает в себе прекрасный материал для обработки, текст же его не дал нам решительно ничего нового и даже составляет шаг назад против Мейера и Кристоля, так как Блэнвилль снова относит анхитерия обратно в группу палеотериев Cuvier с названием *hippoides*. Жерве в своей Палеонтологии Франции не дал ничего нового или существенного.

Наконец, в 1869 году, профессор Фраас дал превосходное описание некоторых костей анхитерия, найденных в средних миоценовых слоях Вюртемберга, в Штейнгейме; он дает рисунки челюстей, впрочем не совсем верные, так как они сборные, и затем два metatarsus и metacarpus, превосходно сохранившихся. Некоторые части, однако, приписанные Фраасом анхитерию, очевидно, не принадлежали ему, как напр. описываемый им клык. В «Jahrbuch» рассеяны мелкие заметки, не имеющие никакого значения, и то же самое можно сказать о заметках в журнале «Geologische Reichsanstalt»; верные сами по себе они сообщают только давно известные факты.

Наконец, превосходно сохранившиеся черепа маленького вида анхитерия из Америки были дважды описаны Лейди (Extinct Mammalian Fauna of Dakota and Nebraska, 1869); к сожалению, он не упомянул ни об одной кости скелета и потому отношение этих американских форм анхитерия к европейским остается совершенно неизвестным.

Вот и вся литература об этом, столь важном для палеонтологии роде, поэтому я счел себя очень счастливым, когда в 1870 году администрация Парижского Jardin des Plantes реши-

лась по настоянию профессоров Мильн-Эдвардса и Годри передать в мои руки весь материал для остеологии анхитерия, оставшийся после смерти профессора Ларте, умершего во время осады Парижа.

Что анхитерий должен занимать какое-либо положение по восходящей линии, соединяющей лошадь с ее вымершими прародителями, это считалось всеми за весьма вероятный факт, и даже такой враг постепенного развития, как Р. Овен, соглашается, что анхитерий, гиппарион и лошадь суть три рода, следовавшие по прямой линии один за другим, хотя он и не допускал перехода одного рода в другой. Профессор Гексли, с своей стороны, в замечательной речи, произнесенной им в 1869 году, когда он был президентом Королевского Общества, тоже выставил большое вероятие такой наследственности, причем он принял за прародительскую эоценовую форму лошади *Plagiolophus minor*, с чем я не могу согласиться по причинам, изложенным в моей работе, и должен считать такою прародительскою формою лошади — *Anchitherium* * *medium* Cuv.

В моем распоряжении находился весьма богатый материал для остеологии этого вымершего рода,— результат раскопок, произведенных Ларте и Лорильяром в среднемиоценовых слоях Франции близ Сансана; почти все кости скелета были представлены во многих экземплярах. К сожалению, не было ни одного хорошо сохранившегося черепа, хотя два сдавленных экземпляра, которые я имел, позволили мне выяснить некоторые интересные особенности в зубной системе непарнопалых, которые понимались совершенно несправедливо до сих пор.

Так как подробная остеологическая монография анхитерия уже напечатана в настоящее время мною в Записках Петерб. Академии Наук, то я считаю излишним вдаваться в подробное описание формы костей, составляющих скелет, и буду указывать только на те изменения, которым подвергаются эти кости,

* [Должно быть *Palaeotherium*.—*Ред*.]

проходя через ряд форм палеотеро-гиппоидного ряда, т. е. форм, начинающихся с палеотерия и кульминирующих в современном роде *Equus*.

Вначале я опишу длинные кости скелета и затем перейду к наиболее существенной части его, костям carpi и tarsi, metacarpi и metatarsi.

КОСТИ ПЕРЕДНЕЙ КОНЕЧНОСТИ

Лопатка (табл. 1, рис. 37). Очень неполный экземпляр, который однако сохранен достаточно, чтобы сделать заключение о существенных признаках этой кости. У всех непарнопалых, как-то тапира, носорога и у вымерших форм, как напр. у палеотерия, spina scapulae отогнута назад, вследствие прикрепления к ней сильного musculus cucullaris, который помогает вращению ноги наружу и оттягиванию ее кзади; у многих из этих непарнопалых форм spina дает даже отростки назад и значительно расширяется наверху, чтобы увеличить поверхность для прикрепления мышцы. У лошади все боковые и вращательные движения ноги доводятся до minimum и все движения ног совершаются почти исключительно в одном вертикальном направлении, вследствие этого musc. cucullaris становится значительно слабее * и spina scapulae, служащая ему прикреплением, лишается расширения и становится вертикальною. Лопатка анхитерия по перпендикулярности и отсутствию расширения spinae представляет как раз переходную форму между лопаткою палеотерия и лошадей, как может убедиться всякий остеолог из рис. 37, табл. 1. Processus coracoideus (рис. 37, p. c.) больше чем у палеотерия, хотя и не достигает еще той загнутой формы, которую мы встречаем у гиппариона и лошади.

Humerus (табл. 1, рис. 35). Плечевая кость анхитерия представляет нам очень много интересных признаков, на которые я и постараюсь указать вкратце. К сожалению, я не могу со-

* Meckel. Vergl. Anatomie III, 468.

слаться ни на один рисунок проксимального конца плечевой кости у *Palaeotherium,* так как на всех оригиналах Кювье и Блэнвилля часть эта не сохранилась. Однако в Британском музее существует один экземпляр humeri палеотерия (*P. crassum*) с о-ва Уайта, на котором видно, что проксимальный конец humeri был весьма похож на ту же часть у тапира и носорога, т. е. представлял сильно развитой и загнутый внутрь tuberculum majus, в борозде под которым двигалось сухожилье m. bicipitis. У лошади же, принадлежащей к той же группе непарнопалых, мы, напротив того, встречаем совершенно иной проксимальный конец humeri, именно в форме круга, передняя часть которого отрезана хордою; на краях этой усеченной плоскости расположены, по концам, два равные между собою бугра, гомологичные tub. majus и minus человека или тапира, между же ними по середине находится еще добавочный бугор (см. Cuvier, Oss. Foss. pl. 60 [здесь рис. 6]), этот последний служит подпорою для хрящевой подушки, по которой двигается сухожилье m. bicipitis, так как на долю этой мышцы выпадает у лошади главная работа по подыманию и опусканию ноги в одном вертикальном направлении. Эта форма humeri очень характерна для лошади и отличает ее существенно от других непарнопалых; не могла же эта столь необыкновенная в отделе непарнопалых форма плеча появиться внезапно. И в самом деле, промежуточную стадию дает нам анхитерий (табл. 1, рис. 35 и 35 supra). У него tuberculum majus (t. mj.) еще значительно больше, чем tub. minus (t. mn.), но уже в промежутке между ними начинает появляться заметное вздутие на кости, которое переходит у следующей формы — у гиппариона, в значительный промежуточный бугор, почти ничем не отличающийся от такого же бугра у лошади, а у этой последней все три бугра на передней усеченной плоскости humeri становятся равны между собою.* Замечательно, что у ново-

* Такая же форма humeri встречается и в другом отделе у жирафы и верблюда.

рожденной лошади форма верхнего конца humeri почти идентична с формою анхитерия, своеобразная гиппоидная форма развивается только впоследствии, в молодом же возрасте жеребенок напоминает по форме верхней части плечевой кости свою дедовскую форму — анхитерия.

Нижняя или дистальная суставная поверхность humeri (35, b) тоже представляет большой интерес, конечно, не сама по себе, в отдельности, но как стадия на пути к известной форме развития. У всех ископаемых непарнопалых, а также у носорога и дамана дистальный конец humeri имеет вид положенных горизонтально песочных часов, т. е. двух усеченных конусов, соединенных своими вершинами, и эта форма с соответственным развитием верхней суставной поверхности radii указывает на значительную подвижность плеча на предплечии,— эту же форму представляют нам и все палеотерии (напр., *P. magnum*, O. F., тб. 141 [здесь рис. 22]). Взглянув на дистальный конец humeri лошади, составляющей последнее звено в той цепи форм, которую я называю палеотеро-гипоидною, мы находим такое большое различие в сочленении, что невольно задаем себе вопрос,— как возможно такое различие в ряде родственных форм? Вместо прежней формы песочных часов мы находим у лошади две trochleae и на наружной из них большой, острый выступ, который входит глубоко в соответствующую борозду radii, не допуская решительно никаких боковых движений, а только одно в вертикальной плоскости. Как появилось такое различие? Рядом постепенных перемен, клонившихся к ограничению боковых движений конечности и к развитию одних только движений в вертикальной плоскости. Из большого числа палеотериев, с описанною формою плечевого сустава, выделяется одна форма — *Pal. medium*, представляющий по всей своей организации явное приближение к лошадиному типу,— первый шаг в этом направлении. У *Pal. medium* на наружной половине дистальной поверхности humeri появляется едва заметное возвышение, гомологичное резкому выступу

лошади (O. F. тб. XLIX, рис. 5 [здесь рис. 5]). У следующей по развитию формы, у нашего анхитерия, сделавшего еще один шаг далее в том же направлении, этот резкий выступ увеличивается еще более (рис. 35, st.), у гиппариона же он становится чрезвычайно высоким и входит глубоко в соответствующую вырезку radii, уничтожая таким образом всякое боковое движение humeri на antibrachium и превращая его в одно лишь движение в вертикальной плоскости.

Radius и ulna, рис. 47. Форма и взаимное отношение этих двух костей чрезвычайно интересны в классе *Ungulata*. В типичном скелете млекопитающих две кости, составляющие предплечие, соединены таким образом, что одна из них (radius), вращаясь помощью мышц на другой, увлекает за собой, прикрепленную к дистальному концу обеих костей, руку и дает ей двоякое положение: ладонью вверх (supinatio) и ладонью вниз (pronatio). Так как у всех современных *Ungulata* передняя конечность никогда не употребляется как хватательное орудие, но только как орган простой опоры тела, то вращение лучевой кости на локтевой (и плечевой) становилось бесполезным, рука, употребляемая постоянно как орган опоры в pronatio, стала приспособляться исключительно к этой роли и утрачивать свободные вращательные движения и у современных *Ungulata* утратила их бесследно. Ископаемые формы однако доказывают несомненно, что все эти *Ungulata* с неподвижным предплечием отщепились от форм, которые обладали полною способностью pronatio и supinatio передней конечности,— к таким ископаемым формам принадлежит *Anoplotherium, Dichobune, Cainotherium*. Дистальная конечность humeri этих форм очень своеобразна и напоминает типическое строение той же части у человека, медведя, кенгуру и тех грызунов, которые употребляют свои передние лапы как руки; сходство это есть, конечно, не доказательство родства аноплотериев с этими формами, а только доказательство того, что такой перэи-

стентный тип как аноплотерий, утратив в значительной степени вращательные движения руки, сохранил строение плеча и предплечия прародительской формы, у которой это строение обусловливало свободное pronatio и supinatio. Утратив эту способность, рука *Ungulata* перестала быть «рукою» и мало-помалу превращалась исключительно в орган специально опоры, теряя все признаки, которые она имела прежде, как орган схватывания. С потерею вращательного движения исчезла необходимость иметь две кости предплечия и, благодаря тенденции к возможно большей экономии и упрощению организма, мы видим, что роль предплечия, отправляемая у типичных представителей двумя костями (ulna и radius), начинает у *Ungulata* переноситься на один только radius. Ulna же мало-помалу утончается и в некоторых наиболее редуцированных формах начинает уже исчезать. Так как это исчезновение ulnae есть признак свойственный всем трем группам *Ungulata (Perissodactyla, Paridigitata selenodonta* и *Suina)*, то мы, не сомневаясь, можем считать его явлением общим для всех genera этих трех групп. Применяя же это к той цепи форм, которая начинается палеотериями и кульминирует в лошадях, мы находим превосходные примеры этого постепенного исчезновения ulnae и перенесения всей тяжести тела на один radius, который увеличивается и утолщается постепенно по мере увеличения своего значения. У большинства палеотериев ulna развита еще весьма значительно и тяжесть тела ложится равномерно на обе кости предплечия (см. О. F., V том, cubitus и radius), так у *Pal. latum* диаметр лучевой и локтевой кости одинаков, именно по 26 мм, то же самое у *Pal. crassum*, но из числа этих форм выделяется одна — *P. medium*, у которой начинается утончение ulnae и соответствующее этому утолщение radii; у этого вида, по Кювье, radius имеет уже 20 мм в поперечнике, а ulna 15 мм (О. F., том V, radius и cubitus). Как только эта тенденция к редукции лучевой кости выразилась ясно, то затем она быстро усиливается и, переходя

к анхитерию, мы находим, что лучевая кость имеет 30 мм ширины по середине, а локтевая всего 12 (см. рис. 47), кроме того, локтевая кость своим нижним концом слабо срастается с лучевою, чего мы еще не встречаем у палеотериев. У следующей формы, на пути к лошади, у гиппариона, как показали Гензель и Годри, локтевая кость в среднем своем протяжении истончается чрезвычайно и сливается так плотно с лучевою, что ее едва можно проследить в виде тонкой, как бумага, пластинки на задней стороне луча. У лошади, наконец, локтевая кость в своем среднем протяжении исчезает совершенно, и только остается верхний конец ее, olecranon, помогающий образованию суставного вертлюга humeri, а дистальный кусок сливается еще в хрящевом состоянии бесследно с дистальным концом лучевой, так что в большинстве анатомических сочинений самое присутствие дистального конца локтевой кости у лошади отрицается вовсе.

Нижний дистальный конец сросшихся локтевой и лучевой кости, изображенный на рис. 47, внизу, тоже очень интересен в остеологическом отношении; конечно, конкретная (фактическая) форма его не имеет никакого интереса, но, взглянув на форму этого конца в ряде переходных степеней от палеотерия до лошади, он приобретает большое значение. Форма этого дистального конца у палеотериев описана Кювье (О. F., тб. 139, рис. 2, 3, 5 [здесь рис. 13, 15, 16]), и, сравнивая ее с тою же частью у лошади (О. F., тб. 60, рис. 10 [здесь рис. 17]), нас поражает огромная разница. Здесь-то лежал большой скачок между этими двумя крайними формами, и палеонтолог с удовольствием замечает, как этот скачок превращается в постепенный переход, если проследить весь ряд форм от *Pal. medium,* через анхитерия и гиппариона, до лошади. Как видно из рис. 47 (sc. ln. р.), форма дистального конца локтя и луча у анхитерия значительно удалилась от прадедовской формы, представляемой палеотериями (О. F., тб. 189, рис. 5), и стала походить на форму той же части у гиппариона, у которого она

уже очень похожа на то, что мы замечаем у лошади .* В подробной остеологической монографии анхитерия, напечатанной в Записках Спб. Академии, я разобрал этот переход подробно, и считаю невозможным входить в эти остеологические тонкости в диссертации.

Перехожу теперь к длинным костям задней конечности, на которые укажу только вкратце, так как здесь не место вдаваться в остеологические подробности всего скелета, и постараюсь затем более обстоятельным разбором костей пясти и запястья, где главным образом центрируется вся деятельность перехода одной формы в другую, доказать, что анхитерий представляет нам на самом деле переходную форму между трехпалыми палеотериями эоцена и однопалою современною лошадью, а доказательство этого перехода и составляет предмет моей диссертации, те же, которые бы нашли остеологические подробности, приводимые здесь, недостаточными, могут обратиться к моей монографии. Костей таза я имел немного, на рис. 49 изображена ацетабуларная часть тазовой кости.

Femur изображен очень хорошо Блэнвиллем (Ost., *Pal. hippoides*, тб. VII [здесь рис. 20]); кость эта отличается от той же кости других палеотериев тем, что она утратила круглую суставную головку и collum femoris, приблизившись таким образом к femur лошади. Trochanter majus располагается также несколько иначе, именно кзади и кнутри, вследствие утраты боковых и вращательных движений. Trochanter tertius возвышается уже не на середине кости, как у палеотериев, а поднят значительно вверх, как у лошади. На задней, нижней и наружной поверхности femo-

---

* Форма эта у *Equus* очень своеобразна; чтобы оценить всю разницу от палеотериев, стоит только взглянуть на radius тапира, у которого он похож на radius палеотерия. Замечательно, что верблюд тоже представляет нам лошадиноподобную форму нижнего конца луча, чего не замечается ни у одного другого жвачного,— сходство, которое вместе со многими другими, делает верблюда самою загадочною и темною для нас формою из всех *Unguiata*.

ris, над condylus externus, появляется глубокая яма, не существующая у палеотериев, но весьма характерная для лошади. В яме этой расположено прикрепление мышцы — flexor perforatus, имеющей всего одно сухожилье у лошадей.

Tibia и fibula (рис. 38, t. f.). Кости эти, будучи гомологичны костям предплечия, представляют нам решительно те же самые фазы развития и, как ulna в передней конечности истончается, а вся тяжесть тела переносится на утолщенный radius, так и в задней конечности fibula (гомологичная ulnae) отступает на второй план, а главное развитие выпадает на долю tibiae (гомологичной лучевой кости). У палеотериев обе кости развиты несколько равномернее, хотя так как редукция задней конечности («ноги») идет гораздо быстрее, чем редукция передней конечности («руки»), то и у них мы уже замечаем, что fibula сравнительно с tibia стала гораздо незначительнее, нежели ulna относительно radius спереди. Так, у *Pal. magn.* tibia имеет 49 мм ширины, а fibula только 12 мм, т. е. $^1/_4$ часть. У *Palaeoth. crassum* (O. F., тб. 98, рис. 1 [здесь рис. 26]) редукция fibulae еще сильнее, хотя обе кости остаются независимыми и свободными, у анхитерия же (рис. 38) при толщине tibiae в 35 мм fibula имеет всего 5 мм и, кроме того, в своей нижней части плотно срослась с tibia. У *Hipparion* же совершается уже полное исчезновение серединной части fibulae; персистируют только верхний и нижний конец ее в тех местах, где они прикреплены к tibia. У лошади верхняя треть fibulae существует в виде тонкого костяного стилета, присутствие же нижнего, дистального конца отрицают вовсе, хотя на самом деле отдельный рудимент его замечается в хрящевом состоянии и доказывается также появлением самостоятельного пункта окостенения в общей эпифизе tibiae.

КОСТИ ПЯСТИ И ЗАПЯСТЬЯ

После этого краткого очерка длинных костей скелета анхитерия, которые уже представляют очень много признаков,

указывающих на промежуточное положение, занимаемое этим животным между эоценовыми палеотериями и современными лошадьми, я постараюсь описать с большею подробностью carpus и tarsus, metacarpus и metatarsus этой замечательной формы.

В прежнее время сравнительные анатомы обращали не особенно много внимания на тот двойной ряд небольших костей неправильной формы, при помощи которых совершается подвижное соединение длинных костей конечностей с костями собственно руки и ноги, с metacarpus и metatarsus. Огромное значение этих костей для полного понимания остеологии позвоночных стало выясняться только в новейшее время, и теперь мы можем, не сомневаясь, причислить эти, повидимому неправильные и небросающиеся в глаза кости, к числу самых важных во всем скелете позвоночных. Конечно, череп занимает в скелете самое важное место, но мы еще так далеки от полного понимания его, что, ожидая того времени, когда более подробное изучение истории развития всех классов позвоночных выяснит нам и полное значение черепа, мы принуждены пока ограничиваться такими частями, которые по своей простоте и несложным отношениям более доступны нам при том состоянии сравнительной остеологии позвоночных, на котором она находится в настоящее время. Доказательством тому, что слова мои нимало не умаляют современного положения остеологии, а составляют выражение истинного положения дела, может служить хотя бы то обстоятельство, что мы знаем как в истории, так и в современном состоянии палеонтологии, множество случаев, в которых известна вся зубная система вымершей формы, известно много больших костей скелета и позвонков, известен даже целый череп, а между тем мы все-таки не можем определить достоверно, в какой отдел отнести эту форму, тогда как находка одного astragalus, или нескольких других костей carpi и tarsi той же формы часто решает вопрос совершенно несомненно и позволяет нам поставить данную форму на

должное место в системе. Всякому палеонтологу известны такие случаи, упомяну только как пример *Lophiodon, Hyracotherium, Chalicotherium, Nesodon,*[106] *Taxodon,*[107] неточность положения всех этих форм именно зависела, и еще зависит для трех последних, от того, что, имея даже полный череп их, мы не понимаем его достаточно, чтобы по нему одному отвести им место в системе, и должны дожидаться находки костей пясти и запястья, которые тотчас же дадут решение вопроса и покажут, куда следует отнести упомянутые формы. До известной степени палеонтологи признали значение этих костей, придавая такую большую важность форме astragalus в решении вопроса о родстве многих родов, но нет сомнения, что, кроме astragalus, почти каждая из костей запястья дает нам столь же точные, хотя и не так ясные при первом беглом взгляде, признаки для строгого определения ископаемых форм, а потому кости эти и заслуживают самого полного внимания с нашей стороны.

CARPUS

Мне удалось из материалов, отданных в мое распоряжение, собрать почти полный carpus, за исключением os pyramidale и trapezoides, но отсутствие их не очень чувствительно, так как обе эти кости принадлежат к числу наименее важных.

Carpus анхитерия состоит из восьми типических костей, расположенных в два ряда; верхний ряд, начиная с изнутри наружу, составляют: scaphoideum, lunare, pyramidale и pisiforme; нижний: trapezium (?), trapezoides, magnum и unciforme. Назначение этих восьми костей заключается в том, чтобы передать тяжесть тела с предплечья на пальцы передней ноги, опирающиеся уже непосредственно на землю; причем не следует упускать из виду, что у прародителя лошади — у *Palaeotherium medium* — таких пальцев, опирающихся на землю, было три (и рудимент 4-го), тогда как у лошади остался всего один функционирующий палец, которым это животное опирается

на землю. Кроме этого одного (3-го), сильно увеличенного пальца, лошадь имеет еще под кожею и связками два других рудиментарных остатка II и IV пальцев, свидетельствующих о том, что и они были когда-то развиты вполне, но утратились вследствие неупотребления * и в настоящее время вовсе не заметны снаружи, а проявляются только на скелете.

Таким образом задача наша становится чрезвычайно определенною и точною и может быть выражена следующим образом. В ряде последовательных во времени геологических ярусов открыт ряд форм, имеющих между собой совершенно несомненное родство, древнейшая из этих форм трехпалая и опирается на землю при хождении тремя, весьма равномерно развитыми пальцами, это — палеотерий; новейшая же форма в том же ряде однопалая и опирается на землю всего одним, чрезвычайно развитым средним (Ш) пальцем, который вследствие своего необычайного развития оттеснил боковые пальцы и сделал их бесполезными при хождении. Эти оттесненные боковые пальцы, не оказывая более услуг организму, сократились и отпали, оставив только слабые рудименты, свидетельствующие о их прежнем существовании. Требуется затем проследить, существуют ли между этими двумя крайними членами интерполированные формы, которые доказывали бы, что переход от начального типа к конечному совершался рядом последовательных незначительных перемен. Доказать этот переход для костей руки и ноги — вот предмет моей диссертации. Более же подробный разбор того же вопроса, по отношению других частей скелета, не может найти места здесь и заключается в моей подробной монографии анхитерия, напечатанной в Записках Петербургской Академии.

* Впрочем, случаи атавизма, когда рудиментарные боковые пальцы лошади развиваются вполне и достигают земли, не слишком редки; так, в прошлом году в Европе показывалась такая лошадь с тремя пальцами на всех четырех ногах. Берлинский ветеринарный музей содержит несколько препаратов лошадиных ног с двумя и тремя пальцами.

Согласно самому смыслу моей задачи, я не стану останавливаться на описании формы костей, так как такими описаниями можно наполнить хоть целый том и это есть дело остеологических монографий, но буду рассматривать взаимное изменение отношений между костями carpi и tarsi, metacarpi и metatarsi при переходе от моего начального типа — палеотерия к конечному — лошади.

Анализируя строение ноги анхитерия в смысле переходного типа от палеотериев к лошади, мне по необходимости приходится прибегать к подробностям, которые могут показаться слишком мелкими и ненужными, особенно для тех, кто не привык к мелочным остеологическим исследованиям, но я позволю себе напомнить, что переходы, если они только заслуживают это имя, совершаются не скачками, а очень постепенно, так что, когда мы наконец откроем действительно все промежуточные стадии и интерполируем их между данными крайними членами, то тогда у нас просто слов не хватит, чтобы передать все тонкости переходов, и графическое изображение поможет нам больше всяких описаний. Но если даже простое фактическое существование переходов между какими-либо формами, как факт, важный для натуралиста, достойно описания, даже и в том случае, если бы причина и цель этих переходов оставалась неизвестною для нас, то тем более извинительны подробности в таких случаях, где вся основная идея, вся цель переходных форм, лежит так ясно перед глазами, как в избранном мною случае. Всякая фасетка кости, раздельная линия, бугор etc. не важны сами по себе, но приобретают огромное значение, как только будет дознано и доказано, что все это переходные стадии на пути данной формы к какой-либо точно определенной цели.

Я старался по возможности не вдаваться здесь в остеологические подробности, но некоторые из них совершенно необходимы для передачи моей мысли и на этом основании мне придется прибегать к ним.

Рассматривая строение передней ноги (manus) у палеотериев (O. F., тб. 100, рис. 3 [здесь рис. 31]), мы находим следующие отношения костей.

В первом ряде carpi три кости: scaphoideum, lunare и pyramidale (O. F., тб. 100, рис. 3, g, f, c [здесь рис. 31]); * на первые две опирается radius, на третью, наружную, — ulna.

Во втором ряде (O. F., тб. 100, рис. 3 [здесь рис. 31]) четыре кости: trapezoideum (k), trapezium, magnum (i) и unciforme (h); налегание первого ряда костей carpi на второй (нижний) совершается таким образом, что внутренняя кость верхнего ряда, scaphoideum (g), опирается на trapezium, trapezoides и на внутреннюю фасетку os magnum; средняя кость верхнего ряда, lunare (f), входит клином между наружною фасеткою magni и внутреннею фасеткою unciforme; наружная же кость верхнего ряда — pyramidale (c)—опирается на оставшуюся свободною наружную верхнюю фасетку unciforme.

Таково устройство ноги у *Pal. crassum* и у всех других видов; три пальца руки их, опирающиеся на дистальную поверхность второго ряда carpi, развиты очень равномерно, хотя, конечно, как у всех непарнопалых, центральный (средний, III) палец толще двух других (II и IV), расположенных по обе стороны его. Из многочисленных видов палеотериев, обладающих таким строением передней конечности, выделяется одна форма *Pal. medium,* у которого средний палец развит сравнительно больше, чем у других видов, а два боковых, напротив того, стали относительно тоньше, и вот эту-то форму я принужден принять за прародительский тип, который рядом постепенных изменений перешел в анхитерия, этот последний породил гиппариона, вслед за которым явилась лошадь.

Станем следить теперь за теми изменениями, которые претерпевают кости запястья при этом постепенном переходе;

* Четвертая кость carpi — os pisiforme есть добавочная кость, не имеющая отношения к типическому сложению ноги. Ее считают иногда за сильно развитую сезамовидную косточку.

при этом не следует упускать из виду той руководящей идеи, что цель всех этих изменений заключается в том, что тяжесть тела, распределяемая костями запястья у палеотериев на три функциональные пальца руки, мало-помалу переносится теми же костями все больше и больше на один средний (III) палец, а боковые (II и IV) постепенно утрачивают свое значение и, наконец, когда кости carpi изменились таким образом, что вся тяжесть тела передается ими уже не трем пальцам, а только одному среднему, то боковые, переставши поддерживать тело, становятся бесполезными придатками и отпадают, а оставшийся один средний палец берет на себя всю функцию, разделяемую когда-то всеми тремя, т. е. из трехпалого палеотерия происходит эволюция однопалой лошади.

Так как три кости первого ряда carpi, на которые опираются соединенные radius и ulna, служат для передачи тяжести тела на второй ряд и на пальцы, то, чтобы не входить в подробный разбор каждой отдельной кости, а это повело бы нас к слишком большим остеологическим мелочам, мы рассмотрим общую дистальную поверхность этих трех костей, т. е. ту, которою они опираются на проксимальную поверхность второго ряда. На рис. 2 представлена эта поверхность для *Pal. crassum*-а рядом, рис. 3 A, для анхитерия. * На рис. 2 буквы td означают ямку для trapezoideum, и эта часть дистальной поверхности первого ряда служила у палеотериев для передачи соответствующей части общей тяжести тела на функциональный II или внутренний палец; фасетки mg служили для опоры на os magnum, которая передавала тяжесть большому среднему (III) пальцу; фасетки uc и p передавали тяжесть тела функциональному наружному (IV) пальцу,— вот отношения, существовавшие у первичной, прадедовской формы.

---

* Я уже сказал, что pyramidale анхитерия нет в коллекциях и потому она не изображена на рис. 3; есть однако полное основание думать, что она была очень похожа на кость pyramidale рис. 2.

У второй ступени на пути к лошади, у анхитерия, средний палец своим развитием уже значительно перевешивает боковые, которые отступают на второй план. С развитием среднего пальца увеличиваются и те фасетки костей carpi, которые передают тяжесть тела на него, между тем как фасетки, передающие тяжесть боковым утонченным пальцам, уменьшаются коррелативно уменьшению самих боковых пальцев. И в самом деле, на рис. 3 мы видели, что фасетка mg (распределённая на две кости), как опирающаяся через os magnum на увеличенный средний палец, разрослась значительно больше против того, что видно на рис. 2, а разрастание это произошло насчет фасетки td, так как эта последняя с ослаблением II пальца утрачивает свое прежнее значение и отодвинута совершенно назад и вбок. Фасетка uc, передававшая тяжесть IV пальцу у палеотерия, уменьшилась слабее, нежели можно было ожидать, но причина этого заключается в том, что самая роль этой фасетки изменилась и, у анхитерия, вследствие приспособления unciforme к III пальцу, фасетка эта служит уже для передачи тяжести не на IV палец, а на III, или средний, на что я укажу обстоятельнее ниже. Кроме этого, если сравнить мой рис. с рис. 3 тб. 100, O. F. [здесь рис. 31], то мы увидим, что соединенная дистальная поверхность трех костей первого ряда из выемчатой стала почти совершенно плоскою, приспособляясь к сплющению os magnum (рис.1, m), как главной кости, несущей III палец. Если мы перейдем затем к гиппариону и к лошади и посмотрим в натуре на дистальную поверхность трех костей первого ряда carpi, то убедимся, что фасетка mg разрастается еще значительно больше и занимает у лошади, с утратою боковых пальцев, огромную пропорцию этой поверхности. Я не мог представить все эти фазы на рисунках, но скелет лошади существует всюду и может тотчас подтвердить справедливость сказанного.

Второй ряд костей carpi состоит из четырех косточек, trapezium, trapezoideum, os magnum и unciforme; так как эти

четыре кости второго ряда уже непосредственно передают тяжесть костям пальцев, то необходимо взглянуть на отношение их к костям metacarpi, оно состоит вкратце в следующем: trapezium, служащее в типичном скелете для поддержки I пальца, с утратою его у всех *Ungulata,* исчезает или если остается, то в виде маленькой неважной косточки; trapezoides служит для поддержки II пальца, который кроме того имеет еще маленькую фасетку на os magnum (тб. II, рис. 1, 15 II-t, m); os magnum несет средний большой палец (рис. 1, 15 III-m); unciforme поддерживает наружный IV палец ноги и дает фасетку среднему пальцу (рис. 1, 15 IV-u); если есть V палец или хоть рудимент его (рис 15, V), то он всегда тоже прикрепляется к unciforme. Вот отношения, общие для всех *Ungulata*; рассмотрим их теперь в ряде животных нашей палео-теро-гиппоидной серии.

У палеотериев (O. F., тб. 100, рис. 3 k, 1 [здесь рис. 31]) trapezoides k несет сильно развитый II палец и развито очень сильно; к сожалению, я не имел этой кости для анхитерия, но о размерах ее можно судить по месту, заключенному между проксимальною поверхностью второго пальца (рис. 1, II) и нижнею поверхностью scaphoidei (s); сравнивая наш рисунок с рис. 3 табл. 100 O. F. [здесь рис. 31], мы увидим, что с утратой полного значения II пальца и кость, поддерживающая его, тоже уменьшилась, и хотя самого trapezoideum анхитерия у нас и нет, но по развитию os magnum и по положению углубления td на рис. 3 очевидно, что она была уменьшена и сдвинута в бок. У гиппариона тб. II рис. 15, вследствие еще большего уменьшения боковых пальцев, trapezoideum (t) сдвинуто совсем назад и в сторону, и почти весь средний полукруг carpi занят сильно развитым os magnum, рис. 15 m.

Дистальная поверхность trapezoidei гиппариона представлена на рис. 6, причем видно, что вся она занята фасеткою второго metacarpale (рис. 6, 2 m); переходя же к последней ступени развития, к лошади, мы замечаем некоторую перемену

этой поверхности, представленной на рис. 7; так как у лошади средний палец, с отпадением боковых, развился еще сильнее чем у гиппариона, то он пододвинулся сзади под типически не принадлежащую ему os trapezoideum и опирается там на фасетку 3 m рис. 7 и td рис. 26,— признак, существующий только у лошади, тогда как у всех остальных непарнопалых (*Palaeotherium, Plagiolophus, Rhinoceros, Tapirus*) третий metacarpale никогда не касается trapezoideum.

Os magnum (рис. 1, 15 m). Это самая важная кость во всем запястьи непарнопалых, так как она служит для поддержки главного (среднего III) пальца и, кроме того, у всех без исключения всегда дает на своем внутреннем крае маленькую фасетку II пальцу (рис. 1 и 15, II-t). У палеотериев кость эта сильно напоминает по своей форме ту же кость тапира или носорога; она представлена у Кювье — тб. 100, рис. 1 и 2i [здесь рис. 37], и еще лучше — тб. LI, рис. 19—24 [здесь рис. 29]; по своей форме у них она еще далеко не плоская кость, напротив, скорее высокая. На проксимальной поверхности ее (O. F., тб. LI, рис. 22, 23 [здесь рис. 29]) замечаются две выпуклые фасетки для scaphoideum и lunare, а дистальная поверхность глубоко вогнута (O. F., тб. LI, рис. 24 [здесь рис. 29]) и приспособлена к головке III metacarpale, имеющего соответствующую форму. (Взглянув на magnum и III metacarpale тапира или носорога, форма обеих станет гораздо понятнее, чем глядя на рисунки). Переходя затем к анхитерию, мы замечаем поразительную перемену в форме os magnum, хотя и изменилась одна только форма, а типичные отношения остались неизменными. Приспособляясь к сильно развитому III metacarpale и для придания большей устойчивости сочленению с ним при редукции боковых пальцев, os magnum анхитерия приняла замечательно сплющенную форму (рис. 1, m) и значительно разрослась в ширину; вместо двух выпуклых фасеток проксимальной поверхности, представляемых палеотерием, мы находим, наоборот, у анхитерия две широкие впадины, на ко-

торые опираются scaphoideum и lunare (тб. II, рис. 1, m, s, l и рис. 15, m). Таким образом, вся тяжесть тела, передаваемая лучевою костью двум внутренним костям первого ряда carpi, переносится ими всецело на один средний (III) палец, а как только это перенесение почти всей тяжести тела на один палец осуществилось, то, конечно, благодаря стремлению организма к возможно большему упрощению конечностей, боковые пальцы, становясь излишними или по крайней мере entbehrlich, начинают сокращаться с чрезвычайной быстротой. Во всей живой природе os magnum такой своеобразной формы встречается только у двух животных, лошади и верблюда; совпадение, которое, при множестве других общих признаков между этими двумя формами, конечно, не случайно и придает еще больше интереса вопросу о генетической связи верблюдов (*Camelidae*) с другими *Ungulata*; вопросу, который составляет в настоящее время одну из самых трудных загадок зоологии и палеонтологии. Разрешение загадки лежит, конечно, где-нибудь в эоценовых слоях Америки, так как присутствие в американском миоцене большого количества остатков верблюдов и лошадиных форм (*Merychippus, Parahippus* Leidy) и, наконец, *Macraucheniae* дает нам право надеяться, что ассоциация эта не случайная и что при точном исследовании откроется связь этих форм, остающаяся до сих пор еще совершенно непонятною. Как мало обращали внимания прежние палеонтологи на скелет, видно и на этой кости; Блэнвилль дает рисунок ее на таблице VII Ost., но, очевидно, что в этом случае вся заслуга принадлежит рисовщику, потому что сам Блэнвилль даже не обратил внимания на странную форму os magnum, говорящую так ясно о родстве с лошадью, и даже не упоминает об этой кости в тексте. Задняя часть os magnum всех непарнопалых вообще, а в том числе и палеотериев, возвышается в виде выпуклого бугра, tuberositas magni (рис. 15, под буквою m), который входит в особое углубление, образуемое в равных долях обеими костями первого ряда carpi, — scaphoideum и lunare, как это

видно на рис. 2, где буква tm обозначает место, куда помещается этот бугор; при этом положении бугра magni часть тяжести тела передается ею и на II палец, функционирующий вполне у всех палеотериев. Но как только появилось стремление к перенесению тяжести тела на серединный палец, а оно, как мы сказали, начинает обнаруживаться совершенно недвусмысленно у *Pal. medium,* тотчас же задняя часть os magnum начинает отходить от scaphoideum и врезываться в lunare, вследствие чего второй палец дешаржируется от части тяжести, падавшей на его долю у всех других видов палеотериев. У *Pal. medium* ямка для tuberositas magni образована уже на $^5/_6$ одним lunare и только $^1/_6$ окружности этой ямки образуется еще scaphoideum; при дальнейшем же очень явном шаге скелета в гиппоидном направлении,— у анхитерия, tuberositas magni вовсе уходит от scaphoideum и помещается в ямку, углубленную единственно в одном lunare; это видно на рис. 3, где tm, т. е. ямка для tuberositas magni, выдолблена в одном только lunare. Следствием такого поворота кости было то, что II палец освободился почти от всего падавшего на него груза, который был перенесен на III (средний) палец, и следовательно, дальнейший ход изменений был предначертан: средний палец стал увеличиваться все больше и больше, чтобы дать более верную опору телу, и своим развитием сделал совершенно излишним присутствие второго (внутреннего) пальца, * который истончается окончательно у гиппариона и пропадает вовсе у лошади. Приобретя однажды свою своеобразную форму еще у анхитерия, os magnum остается верною ей у гиппариона (рис. 15, m) и у лошади, разве с усилением тех признаков, которые делают ее пригодною для служения увеличенному среднему пальцу, как в этом может убедиться всякий внимательным рассмотрением запястья лошади. Вообще проверка описаний такого рода на скелете совершенно необходима, и только в этом слу-

* И, как мы увидим ниже, также и IV (внешнего) пальца.

чае многое, что может казаться спутанным в описании и на рисунках, является в живых и пластических образах.

Unciforme (тб. II, рис. 1 и рис. 9). Эта важная кость запястья представляет много интереса у анхитерия. Форма ее так отлична от той же кости палеотерия (рис. 8) и гиппариона (рис. 10), что, найдя ее, при разборе смешанного материала, доставленного раскопками Лорильяра в Сансане, я предположил, что она принадлежит большому *Palaeomeryx Bojani*, хотя форма кости казалась несколько подозрительною, чтобы принадлежать парнопалому животному. В нескольких больших ящиках смешанных костей нашелся всего один экземпляр загадочной кости, я отложил ее в сторону как невозможную для точного определения; только впоследствии, при более точном изучении всех отношений ноги анхитерия, странная форма кости выяснилась, и то, что казалось абнормным при первом взгляде, оказалось совершенно нормальным для такой переходной формы как анхитерий. *

Рис. 8, 9 и 10 изображают unciforme всех трех genera, палеотерия, анхитерия и гиппариона. Роль этой кости у трехпалого палеотерия и всех непарнопалых вообще (тапира, носорога) состоит в передаче тяжести тела на четвертый и пятый пальцы ноги. Так как однако пятый палец существует только у двух форм: у тапира и у вымершего ацератерия, да и у них он короче остальных, и животное почти не касается им земли, то мы можем отвлечься от пятого пальца и рассматривать только один четвертый.

Проксимальная поверхность unciforme представляет две фасетки ln и py (рис. 8—10), на первую опирается lunare, на вторую pyramidale. Фасетка ln служит для передачи тяжести

---

* Спустя полгода после этого, осматривая материалы из миоцена Штейнгейма в Штутгартском музее, я нашел второй экземпляр этого unciforme, здесь тоже, благодаря странной форме, оно было приписано *Palaeomeryx Bojani*.

тела с лучевой кости через lunare на unciforme, а затем и на четвертый палец. Для этой же цели служит, хотя и в слабейшей степени, фасетка py, которая передает тяжесть, идущую исключительно только с локтевой кости, ибо pyramidale не сочленяется с лучевой. Так как IV (наружный) палец ноги палеотерия развит функционально, то и фасетка ln рис. 8, как передающая тяжесть тела на этот палец, очень велика; переходя же к анхитерию, у которого IV палец уже значительно редуцирован, фасетка ln теряет свое значение и уменьшается тоже, как это видно на рис. 9, ln; если же при переходе к гиппариону (рис. 10, ln) она не утратилась вовсе, то это потому, что самая роль unciforme изменилась при этом переходе и, вследствие особых изменений ее дистальной поверхности, она отказывается от служения IV пальцу и приспособляется к передаче тяжести на центральный III палец. Фасетка py, отделенная у палеотерия (рис. 8) от ln острым гребнем на том основании, что обе они принимают тяжесть сверху от двух самостоятельных костей — лучевой и локтевой, начинает, по мере слияния луча с локтем у анхитерия, тоже сливаться с фасеткою ln, и когда слияние луча с локтем совершилось вполне у гиппариона (рис. 10) и лошади, то и обе верхние фасетки unciforme тоже слились в одну.

Дистальная (нижняя) поверхность unciforme рис. 8, 9, 10, 11 и 12 представляет нам две главные фасетки 3 m и 4 m, по первой из них скользит наружный край III metacarpale (рис. 1, 15, III-u), на вторую (4 m) опирается целиком IV metacarpale, т. е. четвертый палец. Фасетка 5 m интересна только в том отношении, что она доказывает присутствие рудимента пятого пальца даже у такой редуцированной формы, как анхитерий; рудимент этот существует также у носорогов и палеотериев и даже, как доказал Годри, у гиппариона. Фасетка 3 m, которою unciforme касается III metacarpale, есть признак, свойственный большей половине млекопитающих, он встречается у всех *Ungulata*, у всех грызунов, у дамана, у слонов, у всех ленивцев как живых, так и ископаемых, и эта общность

столь специфического признака у столь различных животных говорит в пользу того, что он унаследован ими всеми от какой-нибудь очень древней формы, прародителя всех этих разнообразных отделов. Что касается *Ungulata* в тесном смысле, то сочленение unciforme с III metacarpale неизменно присуще всем им без всяких исключений, причем, однако, у всех имеющих нормальное число пальцев (3—4), фасетка unciforme (3 m) расположена очень косо, напр. у носорога, тапира, а также у палеотериев (О. F., тб. 100, рис. 3 [здесь рис. 31] и Ost., тб. III [здесь рис. 60]), такою же косою мы видим ее и на рис. 8 у *Pal. crassum*; у всех их это сочленение есть типический, унаследованный признак, не приносящий никакой пользы организму, так как фасетка 3 m рис. 8 расположена так косо, что III metacarpale только скользит по ней, не имея возможности опереться на нее. Переходя от палеотериев к анхитерию, мы замечаем интересную перемену: увеличивающийся III metacarpale требует более полной опоры, и вот бесполезный типический признак начинает утилизироваться, фасетка 3 m рис. 9 становится менее косою и уже может дать некоторую опору III metac., как это видно на рис. 1 (сочленение III-u) и на рис. 11 3 m; остальная часть дистальной поверхности unciforme занята четвертым пальцем: рис. 9, 4 m, рис. 1, IV-u, рис. 11 4 m.

Переходим к следующей ступени на пути к лошади, гиппариону (рис. 10 и 15); средний палец стал еще значительно больше и требует еще большей опоры, а вследствие этого и фасетка 3 m (рис. 10 и рис. 15 III-u) стала и гораздо больше и значительно менее косою, III палец начинает уже твердо опираться на unciforme, IV же палец уменьшился значительно, как видно из рис. 15, IV и 12, 4 m. Вот вследствие этого уплощения и увеличения своего нижнего радиального края unciforme, служившее у палеотериев, и в значительной степени у анхитерия, для передачи тяжести тела на IV палец, вступает у гиппариона в служение III пальца, которому таким обра-

зом и передается вся тяжесть тела. По достижении этого, боковые пальцы могли безопасно отпасть, и мы в самом деле видим, что при переходе от гиппариона к лошади они и в самом деле отпадают, причем у лошади, как можно убедиться на скелете, unciforme еще больше приспособлено служить опорою единственному III пальцу. Дистальная поверхность такого unciforme лошади (*Equus Burchelli*) представлена на рис. 5, и если сравнить ее с тою же поверхностью у гиппариона рис. 12, то можно убедиться до чего уменьшилась поверхность 4 m для рудиментарного IV пальца, между тем как III metacarpale сочленяется уже не только с переднею частью unciforme, но подошло и под заднюю часть его, как это видно на рис. 5, 3 m, 3 m и рис. 26 uc, uc.

METACARPALIA

Приступаем теперь к костям пясти (Metacarpalia), на которых переход трехпалого анхитерия к однопалой лошади выражается всего очевиднее, так как он сопряжен с постепенным утончением и наконец почти совершенным исчезновением двух боковых metacarpalia.

У большинства видов палеотериев, описанных Кювье, все три metacarpalia, соответствующие трем пальцам, развиты довольно равномерно, хотя, как почти у всех непарнопалых, серединный или III metacarpale и толще двух боковых. Такая нога *Pal. crassum* представлена у Кювье, O. F'., табл. 100, рис. 3 [здесь рис. 31], еще лучшее понятие о взаимном отношении этих трех костей дает превосходно сохраненная задняя нога *Pal. latum* O. F., тб. LXI, рис. 1 [здесь р. 56], а также реставрированная передняя нога *Pal. medium* Ost. тб. III [здесь рис. 60]. Чтобы показать всего яснее, как идет это постепенное утончение боковых metacarpalia, я привожу здесь поперечную ширину этих трех костей у всех четырех genera, начиная от *Palaeotherium medium* и кончая лошадью.

Поперечная ширина metacarpalia в миллиметрах; размеры взяты в середине их длины.

	II Внутр.	III Средн.	IV Наружн.
Pal. medium	8	15	9
Anchitherium	6	24	7
Hipparion	5	30	5
Equus Burchelli	3	45	3
Equus Burchelli пониже середины	0	48	0

Из этой таблицы видно, как боковые metacarpalia постепенно утончаются по мере развития срединного (III) пальца; у лошади ведь существуют еще рудименты боковых пальцев, достигающие до половины серединного metacarpale, где эти рудименты имеют, как видно из таблицы, еще 3 мм ширины, но пониже половины кости они прерываются вовсе, серединный же metacarpale утолщается еще больше к своему нижнему суставному концу.

Проксимальная поверхность трех metacarpalia. Чтобы показать по возможности яснее постепенное увеличение серединного пальца на счет боковых, я представил на рисунках 34,* 24, 25 и 26 проксимальные поверхности трех соединенных metacarpalia и разрез их посередине, чтобы показать быстрое истончение боковых пальцев и увеличивающееся значение среднего.

Прежде всего необходимо обратить внимание на взаимное соотношение metacarpalia с костями запястья; оно так просто и так неизменно, что запомнить его легко, а именно, начиная снутри, рис. 1, 15, мы всегда находим, что II metacarpale опирается на trapezoideum и кроме того имеет еще маленькую фасетку на нижнем радиальном крае magni (O. F., тб. 100, рис. 3 [здесь рис. 31], рис. 1, 15 II-t, m). Средний (III) metacarpale всегда опирается на os magnum и, кроме того, своим на-

* Рис. 34, *Pal. medium*, в натуральную величину (1/1), все остальные 2/3 н. в.

ружным верхним краем касается unciforme (О. F., тб. 100, mh; рис. 1, 15 III-m, u); IV metacarpale (а если оно существует, то и V) всегда опирается на unciforme. Отношения эти составляют общее, неизменное правило для всех живущих и ископаемых *Ungulata* и замечаются решительно у всех, а следовательно, мы встречаем их и у прародительской формы лошади — у *Palaeotherium medium,* у которого, как видно из рис. 34, все три пальца ноги развиты еще довольно равномерно. Переходя затем к анхитерию (рис. 24 и 1), мы замечаем, что средний (III) metacarpale развился значительно сильнее, тогда как боковые metacarpalia II и IV заметно уменьшились. Несмотря, однако, на это сильное развитие среднего пальца, в ущерб боковым, типические отношения metacarpalia к костям carpi остались неизменны, как видно из рис. 1, II metacarpale точно так же опирается на trapezoideum и имеет фасетку на magnum; III metacarpale опирается на os magnum и дает фасетку unciforme; IV metac. опирается целиком на unciforme. Берем еще одну стадию дальше — переходим к гиппариону (рис. 25 и 15) и видим, что средний (III) metacarpale стал еще больше, а боковые пальцы так утончились, что толщина их в середине не превосходит пяти милл. и они не касаются земли при хождении; фасетка для unciforme (рис. 26 uc и 15 III-u) стала почти горизонтальною и III палец может твердо упираться на эту кость. Перейдя затем к ноге лошади (рис. 26), мы видим, что III палец приспособился еще совершеннее к костям запястья, задняя половина его значительно разрослась и подошла сзади под trapezoides и unciforme (рис. 26 td и uc); таким образом с утратою боковых пальцев, при переходе от гиппариона к лошади, средний (III) палец начинает уже опираться на все три кости carpi. Несмотря, однако, на такое чрезмерное развитие среднего пальца, типические отношения между костями пясти и запястья остаются неизменными; столь несоразмерно увеличенный средний палец не мог даже отодвинуть ненужный рудимент II пальца от его фасетки

на os magnum, и этот рудимент продолжает опираться и на все trapezoideum и на нижний радиальный край os magnum. Вот это удержание одинаковых типических отношений от палеотерия до лошади, несмотря на громадный переворот во всем механизме ходьбы, и служит лучшим доказательством эволюции одного типа из другого, путем постепенных изменений, суммирующихся в известном направлении. В самом деле, представим себе мысленно, каким образом совершается это приспособление костей пясти (metacarpi) к костям запястья (carpi), вообразим себе этот процесс «im werden» и мы убедимся, что если переход совершался путем постепенного перерождения, то типические, унаследованные отношения должны были сохраниться неизменными. Не надо забывать, что при постепенном переходе одной формы в другую все части изменяются строго коррелятивно. Расширяется средний metacarpale и, совершенно соответственно расширению его, увеличивается и несущее его os magnum, каждый миллиметр приращения одной кости вызывает такое же приращение в соответственной кости, служащей ему опорою, и то же самое приложимо и ко всем другим костям: растет или уменьшается одна кость, в той же мере растет или уменьшается и соответствующая ей, каждый палец развивает только то сочленение, которое свойственно ему типически и не может захватить ничего принадлежащего другому пальцу, пока остается хотя рудимент этого последнего; в результате и получается, что однопалая нога лошади, несмотря на все кажущееся различие ее от трехпалой ноги палеотерия (или тапира, носорога), представляет, однако, до последней мелочи те же самые типические отношения между костями пясти и запястья. Ничто, кроме постепенного перерождения (изменения), не может объяснить это упорство, с которым организм держится за отношения, унаследованные от прародительской формы, он вырабатывает, приспособляет только то, что существует в его типе, и не приобретает ничего нового.

Для того чтобы поддерживать все тяжелое тело лошади на одном большом пальце, требовалось, конечно, сделать сочленение этого пальца с запястью крайне прочным. Между тем мы видели, что однопалая лошадь произошла рядом постепенных перемен от животного многопалого, следовательно такого, у которого все metacarpalia должны были иметь свободное движение на костях запястья, а с этой целью взаимно соприкасающиеся поверхности их покрыты хрящем, увлажняемым синовиальною жидкостью. И мы видим, что на самом деле, даже при сильном развитии серединного пальца у анхитерия (рис. 24) и гиппариона (рис. 25), условие это сохраняется и вся поверхность III metacarpale состоит из гладкой выстланной хрящем плоскости, которая допускает еще некоторого рода подвижность костей пясти на запястьи (на os magnum); но, как только трехпалый гиппарион, вследствие отпадения боковых пальцев, превращается в однопалого *Equus*, так тотчас же существование подвижности между единственным metacarpale лошади, который должен нести всю тяжесть тела, и os magnum становится опасным для организма; тяжелое тело лошади опирается на одиночную колонну ноги и эта колонна представляет подвижный перерыв именно в том месте, где на нее передается огромная тяжесть, очевидно, что при этом условии всякое спотыкание может повести к вывиху в этой части, и вот мы видим, на рис. 26, что для предотвращения этого развиваются короткие вертикальные связки, которые занимают значительную часть проксимальной поверхности III metacarpale (шероховатые области рис. 26 представляют места, где короткие, крепкие волокна связывают III палец с налегающим на него os magnum и делают это сочленение неподвижным); хрящевая поверхность зарастает связкою. Расширение же задней поперечной части III metac. (против цифры III), отодвигая оба рудимента (II и IV), дает начало щелям, сквозь которые, как в костяных каналах, обезопашенные от ущемления, проходят более крупные сосуды, необходи-

мые для питания развившихся в этом месте у лошади связок.

Я не хочу, конечно, утверждать, что все это, до такой степени целесообразное, устройство произошло вдруг, при первом отпадении боковых пальцев, напротив того, вероятно целые десятки поколений первоначальных лошадей платились переломами ног за подвижное сочленение III metacarpale с запястьем, пока, мало-помалу, преимущество, представляемое теми индивидуумами, у которых это сочленение выпало неподвижнее, чем у их собратьев, не заставило их восторжествовать над остальными, а признак этот (присутствие связок) так очевидно полезен, что, появившись однажды, он уже не мог быть утраченным, вот почему мы и встречаем его у всех современных лошадиных.

Я не стану входить в описание мелочей, касающихся формы metacarpalia, это не может иметь места в диссертации и приличествует остеологической монографии; интересующиеся этим предметом могут найти эти подробности вместе с точными измерениями в моей статье в Записках Спб. Академии. Обращаю внимание только на самую важную часть — дистальный (нижний) конец III metacarpale. На таблицах моих нет рисунка передней ноги, но так как части эти тождественны в обеих конечностях, то рис. 41 таб. 1 может оказать нам ту же услугу. Сравним этот рисунок с реставрированной ногою палеотерия у Блэнвилля и мы сейчас увидим, что перевес среднего пальца над боковыми стал уже чрезвычайно сильным у анхитерия, хотя, как видно на рис. 42, боковые пальцы его еще и касались земли, так что форма эта практически еще трехпалая с большим перевесом среднего пальца над боковыми.

Каким же образом этот, практически трехпалый, анхитерий мог превратиться в однопалую лошадь? Может быть укорачиванием боковых пальцев,— но это невозможно, потому что невозможно представить себе органического процесса в теле, вследствие которого нижние оконечности боковых meta-

carpalia оставили бы свое место по обеим сторонам нижнего же конца толстого среднего пальца и пошли бы укорачиваться снизу вверх; они соединены связками с этой нижней оконечностью среднего пальца и не могут двинуться с этого места до своего полного исчезновения. Кроме того, нет сомнения, что редукция длинных костей всегда совершается истончением и перерывом их в середине их длины, как мы видели это на локтевой кости и на малой берцовой (fibula) гиппариона, и что так очевидно на боковых (II и V) metacarpalia многих жвачных, напр. лосей, северных оленей и т. д. Кроме того, на той стадии развития конечностей, на которой мы застаем анхитерия, в организме его, очевидно, происходит борьба двух начал. С одной стороны боковые пальцы, опираясь на землю, полезны организму, дают больше устойчивости ноге, и, следовательно, утрата их невыгодна. С другой, организму невыгодно тратить много питания и сил на движение крови в сосудах этих боковых пальцев, когда даже небольшое дальнейшее утолщение среднего пальца может сделать боковые бесполезными (entbehrlich); с уничтожением же боковых пальцев исчезнут и идущие к ним мышцы и сухожилья, с ними нервы и сосуды и экономия в питании будет очень значительна. Задача перенесения тяжести тела с трех пальцев на один только средний почти решена, и остается сделать еще один шаг дальше в том же направлении, по которому шел так неуклонно организм, начиная от верхнего эоцена и до среднего миоцена. Чтобы сделать этот шаг дальше, т. е. отбросить боковые пальцы, надо сначала сделать их бесполезными, иначе не будет причины им пропадать,— бесполезными же они могут сделаться только в одном случае, именно когда перестанут касаться земли; значит, вся задача сводится первоначально на это — на отделение боковых пальцев от земли. Мы видели, что укоротиться боковые пальцы сами не могут, а, следовательно, нужны другие средства, чтобы отделить их от земли,— только одно такое средство существует на самом деле и организм прибегает к нему. Взглянув на рис. 41 и 42

табл. 1, мы замечаем длинное metatarsale и затем три сустава (фаланги) пальцев; боковые при существующих отношениях еще касаются земли и следовательно полезны организму, увеличивая устойчивость ноги; представьте теперь, что первый сустав (1-я фаланга) большого среднего пальца, при прочих равных отношениях, значительно вырастет в длину,— этим удлинением своим она приподымет прочь от земли все лежащее выше этой первой фаланги, т. е. удалит боковые пальцы от земли и сделает их таким образом бесполезными. Организм в самом деле прибегает к этому средству и у последующей ступени на пути к лошади — у гиппариона — мы замечаем, что первая фаланга в самом деле несоразмерно удлинилась без соответствующего удлинения боковых пальцев и таким образом отделила боковые пальцы от земли.*

Рисунок полной ноги гиппариона можно видеть у Годри (Foss. de Pikermi. *Hippar.*); после удлинения первой фаланги, удалившей боковые пальцы от земли, в результате получилась анатомически трехпалая, но практически однопалая форма, так как боковые пальцы уже не касались земли и, ставши бесполезными, утратились мало-помалу вовсе, что и случилось в промежуток времени между верхним миоценом и плиоценом. Но здесь мы принуждены обратить внимание еще на одно обстоятельство. Взглянув на рисунок ноги табл. 1 рис. 41 и представив себе, что боковые пальцы, вследствие удлинения 1-й фаланги, не касаются более земли, мы не можем скрыть от себя, что это дает в результате крайне неустойчивую ногу; представьте себе тяжелое тело лошади, которое уравновешено на четырех столь неустойчиво устроенных опорах, какою пред-

* Если взять длину первой фаланги у анхитерия, гиппариона и лошади, то мы найдем, что у первого она равняется 37 мм, у второго 54 мм, а у последней 70 мм; приняв же в соображение и толщину, мы находим, что у анхитерия длина первой фаланги относится к толщине как 100 : 76, а у гиппариона и лошади — как 100 : 55, т. е. длина 1-й фаланги у двух последних форм вдвое больше ширины.

ставляется нога (рис. 41) по сокращении боковых пальцев. И в самом деле, нога (рис. 41) без боковых пальцев представляла бы опору неустойчивую, животное с такими конечностями рисковало бы вывихнуть себе их при первом неверном шаге; для предотвращения этого мы видим, что переход ноги анхитерия в ногу гиппариона сопровождается еще другим замечательным явлением, которое уничтожает всю опасность, представляемую неустойчивою однопалою ногою. А именно, по мере того как боковые пальцы, отделяясь от земли, перестают поддерживать тело, на нижней суставной поверхности среднего пальца начинает развиваться большой выступ или блок, который врезывается глубоко в обращенную к нему проксимальную поверхность первой фаланги, и после полного отделения боковых пальцев от земли, у гиппариона нижняя оконечность большого среднего metacarpale, благодаря развившемуся на ней блоку, сочленена так крепко с первым суставом пальца, что опасность вывиха исчезает и неустойчивое равновесие становится устойчивым.* Появление этого блока (Rolle) не есть нечто совсем новое; зачаток его существует почти у всех млекопитающих на задней, пальмарной поверхности metacarpalia, как это видно на рис. 43 и для анхитерия; по сокра-

---

* Замечательно, что одинаковые требования, поставленные условиями жизни весьма различным организмам, разрешаются ими одинаковым образом. Я уже упоминал выше, что как жвачные, так и *Suina* отделились от непарнопалых, вероятно, еще в меловой период и с тех пор не имеют с этими последними ничего общего. Между тем при постепенном развитии этих двух групп встречается тоже стадия, на которой редуцированные боковые пальцы отделяются от земли и вся тяжесть тела переходит на два серединные смежные пальца (III и IV). Однако и у них переход этот сопровождается тем же явлением, т. е. появлением на нижних концах metacarpalia и metatarsalia острого выступа или блока, при помощи которого они врезываются глубоко в 1-ю фалангу. Появление этого блока совершается у свиней при переходе от *Choerotherium* к *Palaeochoerus*, а у жвачных от *Gelocus*[108] *Aymardi* к *Amphitragulus*[109] *elegans*.

щении же боковых пальцев зачаток этот усиливается значительно и, перегибаясь на переднюю сторону нижнего конца среднего metacarpale, входит в соответствующую борозду первой фаланги. Проксимальная же поверхность этой последней, представляющая у анхитерия (рис. 44) только небольшую бороздку сзади, прорезывается у гиппариона во всю ширину глубокою бороздою, в которую входит разросшийся блок третьего metacarpale. С развитием этого блока и с отделением боковых пальцев от земли, все существенные элементы однопалой ноги были выработаны организмом, и переход к лошади совершается постепенно совершенною утратою боковых пальцев, сделавшихся бесполезными.*

Таким образом, исходя от трехпалых палеотериев, рядом постепенных перемен мы доходим до однопалой лошади, от форм, опирающихся на землю тремя почти плотными, насквозь (так как медуллярная полость у них очень мала, рис. 34) костяными цилиндрами, мы переходим к формам, у которых вместе с значительным увеличением размеров и тяжести тела эти *три* тонкие *плотные* цилиндра заменяются *одною полою* внутри трубкою, т. е. самым выгодным приспособлением, соединяющим легкость и дешевизну питания с большою крепостью. Все изменения конечностей вызываются, конечно, механическими условиями ходьбы, и мы в самом деле видим, что предложенные организму задачи и решаются им точно в теоретической механике, хотя, конечно, точное, т. е. математическое, исследование этого вопроса, которое, как мне кажется, должно же быть возможно, и может совершиться только в самом отдаленном будущем.

---

* Есть, конечно, полное основание полагать, что боковые metacarpalia сначала перервались по середине и что где-нибудь в плиоцене найдутся лошади, у которых верхние и нижние концы боковых metacarpalia и metatarsalia разобщены, как, например, у многих жвачных. Затем нижняя часть их, бесполезная для организма, утратилась и в результате получилось устройство, представляемое современными лошадьми.

ЗАДНЯЯ КОНЕЧНОСТЬ

Обращаемся теперь к рассмотрению задней конечности, причем можем заметить, что и она, конечно, представляет нам все признаки того же постепенного перехода к лошадиному типу, который уяснен на передней, и то же приспособление всех костей запястья (tarsi), чтобы перенести груз с боковых пальцев на один средний палец. При этом не лишним будет указать на то, что задняя конечность — «нога» всегда представляет более быструю редукцию, чем передняя конечность — «рука», типичные части утрачиваются ею гораздо скорее, чем переднею, примером чему могут служить в семействе *Ungulata* ацератерии, тапиры, даманы(?), у которых на передней конечности по четыре (у дамана пять), а на задней всего три пальца.

Переходя к описанию костей ноги, я считаю себя вправе разобрать их более коротко, так как основные начала, которые составляют причину всех перемен, уже выяснены мною. Вдаваться же в подробное описание самой формы костей здесь не место и потому я укажу только на тот ход изменений, которые совершаются в составе ноги при эволюции лошадиного типа.

Calcaneus анхитерия (рис. 16) очень похож по форме на ту же кость как палеотерия, так и лошади, различие его от обоих заключается в некоторых подробностях и в форме processus anterior; у палеотериев этот proc. ant. astragali усечен точно у хищных (см. Блэнвилль, Ost. Pal., тб. I—VII), у лошадей, напротив того, processus anterior вытянут очень косо и длинно кпереди. Анхитерий (рис. 16) представляет первую ступень этого удлинения, которое еще увеличивается у гиппариона и достигает своей крайней степени у лошади.

Astragalus (рис. 14). Так как у всех непарнопалых fibula никогда не сочленяется с calcaneum,* то astragalus составляет

* (*Macrauchenia*?). Тогда как у парнопалых, напротив того, fibula всегда сочленяется с calcaneum.

единственную кость, на которую, через посредство большой берцовой (tibia), передается весь груз тела. Astragalus распределяет этот груз на пальцы ноги у палеотериев следующим образом: часть груза идет через посредство calcanei и cuboidei на IV или наружный палец, а часть, через посредство scaphoideum и через три cuneiformia, передается среднему и внутреннему (III и II) пальцам. На рис. 13 и 14 представлен astragalus *Pal. crassum* и нашего анхитерия; относительно верхнего двойного блока этой кости, которая входит в винтовые нарезки дистального конца *tibiae,* можно заметить, что он стал выше и круче, вследствие чего сочленение это становится менее способным к боковым и вращательным движениям, чем при более плоском блоке палеотериев (рис. 13). Обратив внимание на дистальную поверхность обеих костей (рис. 13 и 14), мы заметим, что у палеотерия (рис. 13), кроме фасетки sc, передающей тяжесть тела на II и III пальцы, развита хорошо и фасетка cu, передающая груз на IV палец. С переходом к анхитерию (рис. 14) мы замечаем, что, вследствие стремления перенести весь груз тела на один только средний палец и облегчить внутренний и внешний (II и IV) пальцы от лежащей на них тяжести, фасетка sc значительно разрастается,* а фасетка cu, передающая тяжесть IV пальцу, уменьшается разрастанием sc до небольшого треугольника (рис. 14 cu).

Рис. 17, 18 и 19 представляют нам проксимальную поверхность двух следующих костей запястья ноги, scaphoideum (s) и cuboideum (c, cu) у палеотерия, анхитерия и лошади. Из этих двух костей scaphoideum (sc) передает тяжесть III и II пальцам, а cuboideum (cu) IV пальцу. У палеотерия, у которого все пальцы симметричной трехпалой ноги развиты очень равномерно, мы видим, что эта проксимальная поверх-

* Хотя фасетка sc у палеотериев передает груз и II (внутреннему) пальцу, но у анхитерия, вследствие изменения подлежащих cuneiformia, увеличение sc ведет исключительно к тому, что тяжесть передается на один средний палец.

ность составляется почти поровну обеими костями sc и cu рис. 18; переходя же к анхитерию (рис. 17), мы замечаем, что scaphoideum (s), передающее тяжесть тела на третий палец, начинает развиваться сильнее и оттеснять cuboideum, с (которое теряет свое прежнее значение вследствие уменьшения IV пальца) в сторону. На таблице моей нет рисунка тех же костей гиппариона, и я могу только заметить, что они представляют промежуточную ступень между тем, что мы замечаем у анхитерия, и между отношениями, представляющимися у лошади, рис. 19. У этой последней мы видим, что scaphoideum (s) развилось относительно еще сильнее и оттеснило cuboideum (c) еще больше вбок, а вместе с тем, для придания костям запястья меньшей взаимной подвижности, часть гладкой суставной поверхности scaphoidei (рис. 19s) начинает зарастать связкою.

Рис. 21, 23 и 22 представляют дистальную поверхность трех * костей, на которые уже непосредственно опираются пальцы (metatarsalia) ноги у трех форм: палеотерия, анхитерия и лошади. На всех рисунках с есть cuboideum и несет IV (наружный) палец; cn^3 есть cuneiforme tertium, несущее большой средний палец; cn^2 есть cuneiforme secundum и несет в типическом скелете только один II (внутренний) палец. Отношения этих трех костей у представленных форм так ясны для всякого, что я считаю излишним входить в подробный разбор его: cn^3, т. е. cuneiforme tertium, как кость, поддерживающая увеличивающийся средний палец, разрастается в ширину и оттесняет cuboideum (c) и cuneiforme secundum (cn^2) на второй план, разрастание это выражается уже совершенно несомненно на рис. 23, на котором cn^3 стало относительно гораздо шире своих двух соседей, благодаря увеличивающемуся значению

* Я с намерением не поместил на рисунках cuneiforme primum, так как не имел ее для анхитерия, а присутствие ее на двух других рисунках могло затемнить ясность перехода.

среднего (III) пальца. Кроме того, мы замечаем на рисунке этих трех костей анхитерия (рис. 23) следующее замечательное обстоятельство. Вследствие разрастания среднего пальца ему становится трудно ограничиваться только одним cuneiforme tertium (cn³), поэтому metatarsale III (среднего) пальца стремится разрастись как можно больше в ширину и опереться на кости, принадлежащие типически боковым пальцам и на которые средний (III) палец не имеет никаких прав. Мы видели, что то же самое происходит и на передней конечности, но там III metacarpale воспользовалось типически принадлежащею ему фасеткою на unciforme (рис. 1, 15 III-u; O. F., тб. 100, рис. 1, m, q, h; рис. 3, m—h [здесь рис. 38 и 31]) и быстро утилизировало ее в свою пользу для приобретения добавочной точки опоры. На задней же конечности III metatarsale не имело такой типической фасетки на cuboideum (гомологе unciforme), как в этом можно убедиться из рассмотрения запястья ноги палеотериев (O. F., тб. LXI, рис. G—B [здесь рис. 56]), а также и всех остальных непарнопалых (тапира, носорога). Я уже сказал выше, до какой степени строго придерживаются кости пясти и запястья наследственных (унаследованных от общего прародителя) отношений и до какой степени невозможно для этих костей, благодаря взаимной коррелятивности, как при разрастании, так и при редукции, вступить в другие отношения, кроме данных строением прародителя. В этом случае однако внутренний нижний угол cuboidei был, так сказать, вакантен, не занят никакою другою костью, и увеличивающийся средний палец необходимо должен был коснуться этого угла, а коснувшись его он тотчас, благодаря стремлению приобресть себе как можно более широкую поверхность для опоры, развил там маленькую фасетку. Из всех палеотериев этого достиг только один *Pal. medium*, которого мы по этой и многим другим причинам и считаем прародителем лошади. У анхитерия, как видно на рис. 23 и 20 (c — III), cuboideum уже дает значительную фасетку III metatarsale (рис. 28, cu), а у гиппа-

риона и лошади фасетка эта становится гораздо более плоскою и большою, как видно на рис. 22, c—3 m и рис. 29 и 30, cu. Таким образом, cuboideum, гомолог unciforme, претерпевает решительно тот же ряд последовательных перемен, которые мы описали для его гомолога в передней конечности, и из служения IV пальцу переходит в служение III среднему.

Все это происходит у наружного края ноги, посмотрим теперь, что делается на внутреннем крае, где дело идет о редукции II, или внутреннего, пальца. Взглянем на рис. 21, ногу *Pal. latum* (O. F., тб. LXI, рис. 1, G, H, D, E [здесь рис. 56]), а также *Pal. crassum* в реставрации Блэнвилля в его Остеографии; для наглядного же сравнения можем прибегнуть еще к задней ноге тапира или носорога, у которых замечаются абсолютно те же отношения между костями пясти и запястья ноги. На всех этих примерах мы видим, что средний (III) палец опирается на cuneiforme tertium (O. F., тб. LXI, рис. 1, G—D [здесь рис. 56]), а II (внутренний) палец опирается целиком на cuneiforme secundum (O. F., тб. LXI, H—E [здесь рис. 56]), и, не довольствуясь этою одною костью, подымается несколько выше и касается своим внешним краем боковой поверхности cuneiforme tertium.* На рис. 21 это довольно ясно, cn^2 стоит, очевидно, глубже, чем cn^3 и, значит, II metacarpale, достигая для опоры до своего cn^2, должно непременно коснуться соседней кости cn^3. Это можно проверить превосходно на ноге тапира и носорога. Переходя от этого строения к тому, которое представляет анхитерий (рис. 23, cn^2 и cn^3 и рис. 20, 2 + 3 cn), мы замечаем значительную разницу; вместо двух отдельных костей (cn^2 и cn^3) палеотерия мы замечаем только одну кость (2 + 3 cn, рис. 20), хотя, как видно на рис. 23, и ясно, что эта

* Т. е. отношения на ноге идентичны с отношениями гомологичных костей на руке, где, как мы видели, III палец опирается на os magnum (гомолог cuneiforme tertium), а II, или внутренний, палец опирается на trapezoideum (гомолог cuneiforme secundum) и своим внешним краем касается фасетки на os magnum (рис. 1, 15, II-t, m).

одна кость произошла от сращения между собою двух отдельных костей и даже следы сращения еще заметны на оригиналах. Где же причина этого явления? Без крайней нужды в организме не происходит таких изменений. Причина, впрочем, очень ясна и заключается в следующем: вместе с усилением своей функции, расширяющийся средний палец стремится выработать себе более широкую плоскость опоры на костях запястья; несущее его cuneiforme tertium по мере возможности расширяется соответственно этому стремлению среднего пальца и отодвигает cuneiforme 2m вбок; между тем расширение это все еще недостаточно для быстро утолщающегося среднего пальца; на наружной стороне средний палец встретил свободный, незанятый ничем угол cuboidei и тотчас же занял его и выработал себе там широкую точку опоры, на внутренней же это для него невозможно: угол cuneiforme 2 m не только не свободен, но, более того, metatarsale II пальца, занимая все cuneiforme secundum, имеет еще фасетку на cuneiforme tertium, значит, сообщения между metat. III и cuneiforme 2 m не может быть никакого; насколько расширится средний (III) палец, ровно настолько же расширится соответствующее ему cuneiforme 3 m и отношения все остаются те же, щель, разделяющая cuneiforme 3m от cuneiforme 2m, остается для III пальца непереходимою пропастью. Как же перейти эту пропасть? Средство только одно — обе кости cuneiforme 2 m и cuneiforme 3 m срастаются вместе, *превращаются в одну кость,* на пропасти образовался мост, увеличивающийся средний палец, расширяясь по этой *одной* кости, сдвигает в сторону metatarsale II пальца и, перейдя через бывшее место раздела, занимает часть cuneiforme 2 m, как мы это видим на самом деле на рис. 23, cn^2 и рис. 28, 2c. По достижении этой цели, обе кости, вероятно, вследствие часто прокидывающихся случаев атавизма, вновь разделяются, но уже III (средний) палец имеет с этого времени типичную для себя фасетку на cuneiforme secundum и развивает ее дальше, доводя до значительных размеров у лошади, как видно

на рис. 23 cn². Что явление это не случайное для одного экземпляра, видно из того, что я видел пять этих редких костей анхитерия из разных местностей и все они представляли особенность сращения cuneiforme 3 m с cuneiforme secundum, чего не замечается решительно ни у одного из живущих или вымерших непарнопалых.

КОСТИ ПЯСТИ НОГИ (METATARSALIA)

Таким образом мы видели, что все кости запястья ноги при переходе от палеотерия к лошади рядом постепенных перемен дошли до того, что все они стали служить одной цели, именно передавать тяжесть тела на один только средний палец; мы видели, как os cuboideum, передававшая у палеотериев (рис. 21, c) тяжесть тела на один только IV (внешний) палец, мало-помалу изменилась так, что служит у лошади (рис. 22, c — 3 m) уже для передачи этой тяжести на средний (III) палец и что то же самое случилось и с cuneiforme secundum, которая от служения второго пальца перешла на служение третьему, как это видно из рис. 21 и 22, cn². Посмотрим теперь, каким образом изменялись кости пясти (metatarsalia), которые своим неравномерным развитием ведь собственно и вызвали весь ряд перемен, описанных нами выше.

Начнем с приведения размеров трех пальцев ноги, которые доказывают, что при переходе от палеотериев к лошади через всю цепь форм мы замечаем постепенное утончение и, наконец, полное исчезновение боковых metatarsalia. Размеры выведены из собственных измерений.

Это постепенное истончение боковых metatarsalia, начиная от палеотериев и кончая лошадьми, говорит так красноречиво само за себя, что нечего и распространяться о нем, бросим же взгляд на проксимальную поверхность трех соединенных metatarsalia и посмотрим, что происходит с ними при постепенном истончении и исчезновении боковых пальцев. Этот ряд постепенных изменений проксимальной поверхности трех metatarsalia

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ШИРИНА (в миллим.) ТРЕХ КОСТЕЙ METATARSI ОТ ПАЛЕОТЕРИЯ И ДО РАЗВИТИЯ ЛОШАДИ

	II	III	IV
Pal. latum (O. F., тб. LXI, рис. 1 [здесь рис. 56])	12	$24^1/_2$	15
Pal. medium *	9	20	10
Anchitherium	6	26	7
Hipparion (Cucuron)	5	32	$5^1/_2$
Лошадь (*Equus Burchelli*) . . .	2	49	2
Ширипа у нее же, пониже средины	0	51	0

представлен в нисходящем порядке от рис. 27 до 30, табл. II; рис. 27 изображает эту поверхность у *Pal. crassum*; рис. 28 — у *Anchitherium*, рис. 28 — у *Hipparion gracile* и рис. 30 — у лошади (*Daw, Equus Burchelli*). У *Palaeotherium crassum* (рис. 27) все три metatarsalia ноги развиты еще очень равномерно и каждая из них опирается только на соответствующую ей кость пясти; именно, metatarsale IV, или внешнего пальца, только на cuboideum (рис. 21, c), среднее (III) metatarsale опирается на cuneiforme tertium (cn^3 рис. 21), а II metat. на cuneiforme secundum (cn^2 рис. 21) и касается внутреннего края cn^3, т. е. отношения совершенно типические, такие, какие существуют у всех вымерших и живущих непарнопалых, как напр. у носорога и тапира. Переходя к следующей стадии на пути от палеотерия к лошади, к анхитерию — рис. 28, мы замечаем, что средний (III) палец развился уже значительно сильнее боковых и, соответственно тому, что мы уже видели при рассмотрении костей пясти, мы замечаем на нем два новые элемента, две новые фасетки, не существующие в предыдущем члене; помощью их расширенный средний metatarsale касается с наружной стороны cuboideum (рис. 28, cu), а с внутренней — cuneiforme secundum 2 с. Как только появились эти две фасетки,

* Кювье не дает полной ноги этого вида, но III и IV metatarsale *Pal. medium*, происходящие от того же индивидуума, найдены мною в Британском Музее; размер II metatarsale дан по экземпляру от другого индивидуума.

при посредстве которых средний палец, вместо того чтобы опираться на одно только cuneiforme tertium (как это замечается у всех непарнопалых), начинает опираться, сначала только слегка, на все три кости запястья, так все элементы лошадиной ноги уже даны этим самым и их остается только развивать дальше. И на самом деле, переходя в верхний миоцен и рассматривая те же кости гиппариона, мы видим, что они представляют только усиление специальных особенностей ноги анхитерия. Боковые пальцы уменьшились уже очень значительно и имеют в средине не более 5 миллим. толщины; фасетки для cuboideum и cuneiforme 2 (рис. 29, cu и 2, c) стали еще больше. Наконец, переходя к лошади (рис. 30), мы видим еще более значительное усиление тех же элементов, средний палец несоразмерно велик и от боковых остались только верхние концы, нижних же не существует вовсе. Фасетки cu и 2c стали широкими и горизонтальными, а кроме того, для придания еще большей устойчивости однопалой ноге лошади, задняя часть пальца образует поперечное расширение (рис. 30, x), которому соответствует такое же расширение на поддерживающей его cuneiforme tertium (рис. 22, x). Значительная часть гладкой поверхности заросла связкою, уменьшающею подвижность третьего metatarsale на костях пясти. Таким образом, очевидно, что и для задней конечности лошади приложимо то же заключение, которое мы вывели для передней, и едва ли может оставаться хотя малейшее сомнение, чтобы лошадь могла произойти каким-либо другим путем, а не тем, который я старался представить в этом рассуждении. Как последовательность описанных четырех форм во времени, так и столь ясно переходный характер их организации говорят несомненно в пользу того, что построенная родословная лошади соответствует действительному ходу событий.

Я не стану входить здесь в рассмотрение позвонков, так как материалы мои в этом отношении были менее полны, и не стану также разбирать строения черепа по той причине, что

это потребовало бы слишком детального разбора и сравнения его с черепом американских форм, а их у меня нет под руками, и ограничусь только кратким указанием на зубную систему, тем более что молочные зубы этой формы оставались до сих пор неизвестными. Исследование головы (рис. 51) навело меня на мысль, что она должна принадлежать молодому индивидууму и что передние три большие зуба будут молочными; пробный шурф, заложенный под один из них, показал в самом деле присутствие внутри челюстной кости сменных, постоянных зубов. Несмотря на драгоценность экземпляра, директор музея решился дать позволение попытаться отпрепаровать скрытые в кости сменные зубы, и в результате получилась голова с таким полным подбором зубов, какой другой едва ли можно отыскать в музеях. Зубы, обозначенные буквою d (deciduae),— молочные зубы.

Форма и строение зубов у анхитерия описаны так подробно Г. Мейером еще в 1830 году (Die fossilen Knochen und Zähne von Georgensgmünd), затем Рютимейером и Фраасом, что я освобожден от необходимости делать это здесь и обращу только внимание на факты, имеющие общее теоретическое значение. Взглянув на рис. 52, мы замечаем, что все зубы, кроме первого (p^4), имеют почти одинаковую или сходную форму, а так как в ряду этих зубов три передние (p^1, p^2 и p^3) суть сменные зубы — premolares, то подобное отношение и выражается у одонтографов формулою $p = m$, предложенною Рютимейером, т. е. molares = premolares. То же самое отношение замечается у всех живущих непарнопалых (тапира, лошади, носорога) и у палеотериев, у всех их $p = m$. Напротив того, рассматривая полный ряд зубов у животных, принадлежащих к отделу парнопалых, мы замечаем всегда, что три передние сменные зуба (три premolares) гораздо проще трех задних или настоящих molares,* $m > p$. На это отношение указал Овен, затем Рю-

* Стоит взглянуть на челюсть оленя, коровы, свиньи, чтобы это отношение стало яснее читателю.

тимейер проверил его и возвел в общее правило, а Маак* построил «закон», выраженный таким образом:

Premolares равны molares (m = p) — Непарнопалые
Premolares меньше molares (m > p) — Парнопалые

Под этот «общий закон» не хотел подходить только один род — *Lophiodon* и потому Рютимейер и за ним Маак[110] прибегли решительно к палеонтологической ереси и стали утверждать, что лофиодон понят неверно и что его следует выделить из группы *Perissodactyla* и отнести к *Artiodactyla* (Rütim. Eocäne Säugethiere и Vergleichende Odontographie, Maak, die Lophiodonten). Закон Рютимейера был очень радостно принят всеми, так как он давал в руки палеонтологов удобное средство по той части скелета, которая всего чаще сохранена в ископаемом состоянии, определять несомненно принадлежность вымерших форм к той или другой группе, а определение этого вопроса весьма важно для генетических построений. Сомневаясь всегда в точности Рютимейеровского закона, я искал средств проверить его и нашел их при исследовании самой древней эоценовой фауны Моремона, Эгеркингена и лондонской глины. В этих древних отложениях встречаются совершенно несомненные *Perissodactyla*, которые однако не подходят под закон Рютимейера, premolares у них проще чем molares, m > p; к таким родам принадлежат *Propalaeotherium*, *Hyracotherium*, *Pachynolophus* и *Plagiolophus*. Пикте, правда, в своей Faune sideroliti que du Mauremont, тб. XXV, и дает рисунки челюстей *Hyracotherium*, у которого premolares одинаковой сложности с molares, но ближайшее исследование оригиналов в Лозаннском музее тотчас же показало ошибку Пикте; изображенная им челюсть принадлежит молодому индивидууму с молочными зубами, а они, как известно, всегда сложнее сменных. Таким образом, одонтографический закон Рютимейера

* Maak. Monographie der Lophiodonten, 1869 года.

и Маака несостоятелен и, приложимый безусловно к живущим и даже миоценовым формам, рушится при поверке его на более древних нижне-эоценовых млекопитающих. Но если закон и рушится, то к счастию не совсем бесплодно, результатом его падения является важный факт, что, хотя в настоящую и даже миоценовую эпоху *Artiodactyla* и *Perissodactyla* и разделены между собою уже так резко, что оправдывают обобщенное положение (закон) Рютимейера, однако в более древнюю эпоху, в нижнем эоцене, разделение этих двух групп становится менее резким и дает нам надежду, что при открытии меловых фаун конвергенция обеих групп, еще довольно слабая даже в нижнем эоцене, превратится в полное слияние и что мы найдем там замечательную форму, давшую начало всем *Perisso-* и *Artiodactyla*.

Основная форма верхних molares у палеотериев, а также и анхитерия следующая: наружная стенка (Aussenwand немецких одонтографов) и идущие от нее кнутри два валика (Querjoche). В своей простейшей и самой чистой форме подобное строение molares мы находим у эоценовых лофиодонтов и современных тапиров, которых, как на этом основании, так и по случаю присутствия четырех пальцев на manus, и принимают за весьма древний тип, счастливо сохранившийся до нашего времени. Главная задача, которую организм ставит зубу, это доставление им возможно большей истирающей поверхности (Triturationsfläche), и вот под влиянием этой нужды простые Querjoche зуба лофиодонта или тапира (которые мы берем исходною формою) начинают изгибаться и уже значительно загнуты спереди назад у палеотериев и анхитерия (рис. 52, 53, 61). У этого последнего, в устье внутренней поперечной долины уже появляется иногда небольшая бородавка, как видно на рис. 52 p^1 и p^2. Здесь, однако, я принужден оговориться: рассматривая кости скелета и особенно конечностей, мы могли проследить между анхитерием и гиппарионом переход до такой степени постепенный, что более полного и требовать нельзя, потому что мы сравниваем ведь представителей уже обособив-

шихся групп и невозможно надеяться, чтобы отрывочные раскопки наши дали нам именно последнего анхитерия и первого вытекающего из него гиппариона; при рассмотрении зубной системы, однако, невольно приходится сознаться, что между обеими формами может быть существовал еще промежуточный член. Европейские находки, однако, не дали нам еще никакого намека на такую промежуточную форму, но есть все основания думать, что она найдется в Америке и что genera *Merychippus* и *Parahippus*, основанные Лейди на зубах, найденных в миоцене Небраски, и представляют подобные промежуточные звенья, связывающие еще теснее анхитерия с гиппарионом. К сожалению, Лейди не дает нам и намека на скелет этих интересных американских форм, а без этого невозможно строить каких бы то ни было теорий. Наш рис. 61 представляет зуб анхитерия; рис. 59 — зуб гиппариона (очищенный от цемента), а в середине, рис. 60, изображен мол. зуб *Merychippus*;* мы видим, что на этом последнем два Querjoche, идущие от наружной стенки внутрь, уже значительно изогнулись и задний Querjoch, описав целый полукруг, опять примыкает к наружной стенке (против цифры 60); передний Querjoch тоже образует правильный полулунный изгиб и в несколько более стертом зубе оба рога его сольются с наружною стенкою, а это даст нам уже типическую форму лошадиного зуба,— наружная стенка с двумя полными внутренними полулунами (demilunes Cuv.), в центре которых расположены выполненные цементом углубления, называемые марками (Marken). Кроме того, в устье внутренней долины вместо прежней бородавки анхитерия (рис. 52 p^2) вырастает уже значительный столбик (рис. 60) Innensäule, который, как известно, так сильно развит у гиппа-

* К сожалению рисовщик не перевернул этого зуба при рисовке в зеркале, и потому сравнение несколько затруднено для людей, которым чужды одонтографические мелочи. Не надо забывать, что рис. 61 и 59 представляют верхние зубы правой челюсти, а рис. 60 тоже верхний зуб, но левой челюсти.

риона (рис. 59) и еще более у лошади. Этот переход от примитивного типа зубов, наблюдаемых у тапира, к сложному типу зубов лошади можно представить схематически таким образом. Возьмем латинскую букву F и, приравнивая ее зубу тапира (или лофиодонта) мы можем сказать, что вертикальная палочка изображает наружную стенку (Aussenwand); верхняя горизонтальная палочка — передний Querjoch, а нижняя палочка * задний Querjoch тапирового зуба. Изменение, которому подвергается затем зуб, состоит в том, что с целью увеличения истирающей поверхности как верхняя, так и нижняя палочки начинают изгибаться сначала серповидно, потом все более и более, пока, наконец, описавши полный полукруг, обе, когда-то горизонтальные палочки, не примкнут своим задним (внутренним) концом к той же наружной стенке, к которой был всегда прикреплен их передний конец, т. е., продолжая нашу схему, буква F превращается в букву B. Параллель эта абсолютно верна до мельчайших подробностей. В том месте, где сходятся оба полукруга буквы B, вырастает большая колонна (Innensäule), зачаток которой мы видели у анхитерия (рис. 52, p^2), а постепенное разрастание на рис. 60 и 59. Рис. 59, представляющий верхний зуб гиппариона, очищенный от облекающего его цемента, ясно показывает нам эту типическую форму лошадиного зуба, состоящую в том, что к наружной стенке примыкают два равные между собою полукруга, с внутренней колонной (x)** у места встречи их. Не надо забывать, что все зубы суть не что иное, как сплошной лист эмали, который, изгибаясь и слагаясь в складки, производит все описанные изменения. Оба замкнутые островка буквы B являются таким образом полыми и, вначале, не очень глубокими вдавлениями эмалевого листа. Само тело зуба (коронка, Krone) не очень высока у па-

* По длине она должна бы равняться верхней, для полноты схемы.

** [Буква (x), которая должна была быть поставлена в середине нижней стороны рисунка 59, отсутствует на таблице В. О. Ковалевского, воспроизводимой нами без изменения. — *Ред.*]

леотериев и анхитерия и зуб снабжен нормальными корнями. Но переход к гиппариону, очевидно, сопровождался большим изменением пищи, из животного, питавшегося листьями и ветвями сочных растений, покрывавших берега рек (как это делают и поныне тапиры и без сомнения делали эоценовые палеотерии и в более слабой степени анхитерии), стало, с развитием материков и луговых степей, развиваться животное по преимуществу степное, исключительно травоядное. А с изменением пищи должен был измениться и зубной аппарат, и мы на самом деле видим, что уже у гиппариона развивается чрезвычайно высокий призматический зуб, вышина которого превосходит вчетверо зубы анхитерия. С травою лошадиные формы стали захватывать много песку и зубы их быстро истирались; кроме того, самая манера жевания изменилась и жевание кусающее перешло в жевание, истирающее пищу рядом непрерывных движений челюсти в горизонтальной плоскости. Лист эмали, из которой состоит зуб, подложен у всех животных слоем дентина, выполняющим внутреннюю полость зуба, снаружи же эмаль не прикрыта ничем и действует непосредственно на истирание пищевых веществ. Таково строение зубов и у анхитерия, эмаль его снаружи не прикрыта другими образованиями, как видно на рис. 52, 53, 60, 61. С переходом же к гиппариону и лошади мы замечаем появление чего-то нового. Для того чтобы предохранить, хотя отчасти, зуб от слишком быстрого истирания, вся наружная поверхность его покрывается толстым слоем костяного вещества — цементом, замкнутые островки эмали (марки) вгибаются далеко внутрь, во всю глубину высокой колонны зуба (stülpen sich ein, входят снаружи в глубь зуба, как палец перчатки), и выполняются плотно этим цементом. Внутренняя колонка (x) тоже увеличивается, но так как она есть следствие не Einstülpung снаружи внутрь, но Ausstülpung изнутри наружу, то внутренность ее выполнена не цементом, а дентином, что можно видеть превосходно на тонком микроскопическом разрезе лошадиного зуба. С появлением

цемента и разрастанием внутренней колонки типически лошадиный зуб сложился во всех своих элементах и переход от гиппариона к лошади ознаменовывается только тем, что внутренняя колонка x прижимается к переднему полукругу (передней demi lune) и сливается с ним, так что на стертых зубах гиппариона она является в разрезе в виде острова, а на зубах лошади в виде полуострова, на чем и основан самый легкий способ различения зубов этих двух весьма сходных форм.

Подобный же ряд изменений представляют и зубы нижней челюсти; для них мы можем тоже взять за исходную примитивную форму нижний зуб тапира (или лофиодонта), состоящий, как известно, просто из двух поперечных Querjoche. Я не могу вдаваться здесь во все подробности переходов, но все стадии их представлены превосходно у *Lophiodon rhinocerodes* Rüt., *Propalaeotherium isselense* Cuv. и *Anchilophus siderolіticus* Pict., следствием этих изменений простые поперечные Querjoche тапирового зуба переходят в две полулуны зуба палеотерия, рис. 63. На этом рисунке заметно, что задний внутренний рог передней полулуны оканчивается легким раздвоением (рис. 63, под цифрою). При переходе к анхитерию зуб сохраняет ту же форму, только раздвоение заднего рога передней полулуны под цифрою 64) становится гораздо сильнее (оно видно еще лучше на молочных зубах, рис. 58). При переходе затем к гиппариону, эти элементы зуба только усиливаются без всякой перемены в типическом строении. Рис. 66 представляет такой, несколько стертый зуб гиппариона. На нем раздвоение заднего рога передней полулуны достигло огромных размеров и, разрастаясь, она образует нечто вроде внутренней стенки (Innenwand), хотя и неполной, так как она не срастается с передним рогом передней и задним рогом задней полулуны и промежуток между ними остается всегда открытым. Вместе с этим эмаль зуба покрывается толстым слоем цемента и типический лошадиный зуб создан так, что при переходе к лошади уже не замечается в нем никаких существенных перемен.

Premolares у анхитерия (p^1— p^3), рис. 52 и 55, одинаковой формы с molares, и, как бывает всегда при подобном отношении (p=m), молочные зубы (d^1 — d^3), рис. 53 и 51, повторяют форму сменных как наверху, так и внизу (рис. 58 d^1 — d^3). Вот это-то равенство premolares и molares у анхитерия и заставляет меня ставить прародителем его *Palaeotherium medium*, у которого существует то же отношение. Считать прародительскою формою лошади *Plagiolophus minus*, как это предположительно высказал Гексли, я не могу уже потому, что у этого последнего premolares проще molares ($p < m$) и что до самого времени вымирания этого рода, на границе между эоценом и миоценом (в слоях Ронзона[111] в Пюи), у него не замечается никакого осложнения premolares.

Интересно было узнать, каков будет последний нижний молочный зуб анхитерия (d^1, рис. 58 и 51), так как всякому палеонтологу известно большое значение этого зуба при определении ископаемых млекопитающих. Овен и Рютимейер заключили на основании недостаточных материалов, что зуб этот будет следовать общему правилу* и подражать форме m^3. В прошлом году, однако, Гексли нашел в Британском музее нижнюю челюсть *Palaeoth. magnum* и написал статью в «Geological Magazine», в которой выставил ошибку Овена и показал,

* В настоящее время общему только для парнопалых, да и то за исключением *Neotragus saltiana*[112], череп которой я нашел в Лейденском музее. У этой замечательной формы d^1 (последн. молочн.) следует общему правилу и состоит из шести Loben, последний же molaire (m^3), вопреки всему, что известно для всех без исключения жвачных, состоит только из 4 Loben, т. е. лишен заднего talon. Соответствующий ему m^3 вверху принял вследствие этого трехугольную форму, точно m^3 у носорогов. Замечательно, что ни Г. Смит, ни Огильби, ни Грей, потратившие столько времени на споры о родовой самостоятельности *Neotragus saltiana*, не потрудились заглянуть ей в рот, причем они бы убедились, что эта замечательная форма, живущая только в одном виде в Абиссинии, стоит по своей зубной системе совершенно особняком от всего прочего сборища жвачных и, может быть, представляет нам первый зачаток вновь вырабатывающейся ветви парнопалых.

что d^1 палеотериев имеет ту же форму, как и наследник его p^1. На рис. 51 видно, что это правило приложимо и к анхитерию, и что и у него d^1 не подражает форме m^3, т. е. лишен заднего talon. Самый передний зуб как верхней, так и нижней челюсти,— p^4—представляет тоже большой интерес, если рассматривать его во всей группе *Ungulata*. Как и у большинства (почти всех) млекопитающих, p^4 хотя и принадлежит к серии premolares, однако не имеет молочного предшественника и выходит из челюсти после появления d^1 и d^2. Единственное исключение из этого правила представляет даман (*Hyrax*), у которого p^4 имеет предшественника d^4, признак, говорящий против присоединения даманов к *Ungulata*. У анхитерия p^4 еще очень велик и замечается постоянно в обеих челюстях, рис. 52 и 55; у гиппариона он становится гораздо меньше и сохраняется обыкновенно недолго, выпадая при смене d^3; наконец, у лошади этот передний p^4 представляет уже довольно редкую аномалию, и у нее присутствие этого p^4 есть явный случай атавизма,— прокидывания признака, бывшего нормальным у предков, но утраченного потомками.

Я считаю излишним входить здесь в разбор клыков и резцов, так как для этого придется приводить много одонтографических мелочей, обращу только внимание на появление первого следа центрального вдавления (Einstülpung) на резцах анхитерия, признака, который, как известно, развит так сильно у гиппариона и лошади.

Что касается геологического горизонта, в котором попадаются остатки анхитерия, то он является чрезвычайно определенным и при том важном значении, которое имеют млекопитающие, как средство для подразделения третичных отложений, можно сказать, что горизонт этот весьма пригоден для того, чтобы служить линией раздела между нижним и верхним миоценом. Нет никакого сомнения, что время, истекшее от начала миоценового периода и до отложения самых верхних слоев его, было так продолжительно, что в этот период на ма-

терике нынешней Европы успели сменить друг друга несколько последовательных фаун, хотя конечно резких разграничений между ними, какие были в ходу еще в очень недавнее время (т. е. полное вымирание каждой), сделать невозможно. Некоторые роды вымирали, другие занимали их место и если бы нам были известны в подробности решительно все представители этих последовательных фаун, то постепенность переходов была бы так незаметна, что мы решительно затруднялись бы, где же провести раздельные линии. В геологии, как и в зоологии, самые, повидимому, резкие и удачные раздельные черты проводятся именно там, где существуют перерывы в нашем знании. Что могло быть определеннее и яснее в зоологической систематике, как не различие между многокопытными и однокопытными; это были, даже по классификации новейших зоологов, два отдельные «порядка» (ordines), а что же остается от этого теперь,— полная невозможность сказать, где кончаются прежние многокопытные и где начинаются однокопытные. Так же велико и резко теперь различие между хоботовыми (*Proboscidia*) и всем остальным млекопитающим миром; хоботовых можно отделить от всех других млекопитающих не только как порядок, но даже хоть возвести их в отдельный класс, рациональных возражений на это сделать будет невозможно, и я решительно не преувеличу, если скажу, что связь рыб с амфибиями (т. е. связь между двумя отдельными классами) нам гораздо понятнее, нежели связь слонов с остальными млекопитающими. А между тем, несомненно, придет время, когда и эта систематическая пропасть, изолирующая слонов, как остров в современном животном море, будет выполнена (überbrückt) и, найдя все промежуточные члены, связующие их с остальными млекопитающими, мы, может, придем в такое же затруднение, где провести раздельную черту между ними, в каком находимся теперь, желая отделить многокопытных и однокопытных. Точно то же применимо и к геологической систематике; резко бросающиеся в глаза границы проложены именно там, где су-

ществует пробел в отложениях, а следовательно, и в наших знаниях, когда же эти пробелы будут пополнены и весь ряд отложений восстановлен именно в том последовательном порядке, в каком они отлагались на самом деле, тогда, конечно, исчезнут все резкие границы и мы будем иметь один непрерывный ряд слоев, который разве для удобства памяти разобьем на отделы. Однако не следует забывать, что как конечная цель палеонтологии есть построение строгих родословных линий для всех отделов органического мира, так и конечная цель геологии состоит в построении строгой хронологии последовательных во времени отложений. И, как в палеонтологии, даже после того как все родословные линии всех отделов органического мира будут построены до такой степени полно, что всякая возможность проводить резкие раздельные черты между родами, семействами, отрядами и классами животных и растений исчезнет, все же на первом плане останется вопрос: кто предок и кто потомок в данном ряде форм, так и в стратиграфической геологии, даже после построения самой непрерывной серии отложений, все же вопрос о том, какое отложение следует в хронологическом порядке за другим, какое новее и какое старше, — останется главным вопросом, которому подчинены остальные.

Применяя эти начала к построению последовательных этажей миоценового периода, я должен заметить, что вследствие нашего неполного знания всего последовательного ряда отложений этой эпохи мы можем только набросать ряд последовательных во времени, но разорванных между собою, станций, и лишь дальнейшие более обстоятельные исследования, выполнив промежутки между этими станциями, дадут возможность построить в будущем полную хронологию миоценовой эпохи.

Единственное средство различать последовательные во времени этажи дается нам налеганием и изучением населения слоев; как то, так и другое средство должны быть комбинируемы вместе, хотя в приложении к третичным слоям изучение насе-

ления и, притом преимущественно представителей класса млекопитающих, дает нам в руки средство решать хронологические вопросы почти безусловно верно даже в тех случаях, когда изучение налегания не дает точных результатов. Причина, почему именно млекопитающие дают нам в руки подобное средство, зависит от того, что они представляют единственный класс животных, в котором мы можем с достаточною долею достоверности построить строгие родословные линии, а такие родословные, давая нам всегда несомненно предков и потомков, обыкновенно решают и вопрос о последовательности, потому что последние не могли существовать перед первыми.

Вот на такие-то этажи и можно разбить миоценовую эпоху, т. е. на ряд отложений, в которых население (или по крайней мере многих представителей его) в предыдущих слоях можно с достоверностью принимать за родительские формы населения последующих слоев. Так как самый богатый и ясный материал для родословных дают *Ungulata* и так как известное развитие их всегда обусловливает самый характер фауны, то я и положу их в основу моего деления, не излишним однако считаю упомянуть и о других genera, если эти последние почему-либо характеристичны.

За конец эоценовой эпохи я принимаю вымирание фауны парижского гипса, и в Европе мне известны с точностью два места, в которых мы находим самые древние миоценовые отложения, покрывающие фауну гипса: это центральная Франция и о-в Уайт. Как в Пюи (Puy en Velay), так и близ Бембриджа[113] за фауною гипса следует другая, представляющая известный комплекс интересных млекопитающих форм, я назову ее первою миоценовою фауною.

1-я миоценовая фауна характеризуется большим развитием следующих родов. Крупные *Hyopotami* с очень острыми premolares, известные под именем *H. bovinus, vectianus, platorhinchus* (?) и весьма отличные от мелких нижнеэоценовых представителей того же семейства; *Entelodon* (*Archaeotherium*)

magnum; большой четырехпалый носорог с очень длинными metacarpalia и metatarsalia — *Rhinoceros velaunus* (*Ronzotherium* Aym.); *Gelocus Aymardi* — первый прародитель жвачных; *Plagiolophus minor*; затем несколько видов *Hyaenodon*;[114] два вида *Cynodon*[115] (Aym.); своеобразные грызуны, сходные с американским семейством *Hesperomys*, и два маленьких насекомоядных сумчатых американского типа — *Peratherium* (насколько известно до сих пор,—последнее появление сумчатых в Европе). Замечательно, что эта первая миоценовая фауна представлена и в Америке, где в слоях Небраски[116] представительными видами той же фауны могут служить *Hyopotamus nebrascensis, Hyaenodon horridus* и *crucians, Entelodon Mortoni, Hyracodon nebrascense* (носорог с 12 резцами и 4 клыками) и может быть *Agriochoerus*[117] *antiquus*, если строение конечностей его окажется сходным с *Gelocus*.

Самая интересная форма этой фауны есть *Gelocus Aymardi*, к сожалению, она еще никогда не была описана, но полная остеологическая монография ее уже готова и появится в скором времени; форма эта играет относительно жвачных ту же роль, как анхитерий относительно лошадей, с тою разницею, что анхитерий дал начало только одному роду *Equus* , распавшемуся всего на десяток видовых форм, между тем как от *Gelocus* произошло громадное сборище жвачных, заключающее до пятидесяти genera и от трех до четырех сот видовых* форм.

Присутствие представителей этой фауны обнаруживалось в самое последнее время еще и в красных фосфоритах[118] Франции, близ Кагора в местности Caylux. Возможно также, что самые низшие известняки Оверни тоже содержат представителей этой 1-й фауны.

2-я миоценовая фауна известна нам уже из гораздо большего числа отложений, к числу самых характерных членов

* Я привожу только те формы, скелет которых мне известен, и не упоминаю о таких родах, которые основаны только на зубах, как, например, *Zooligus*, *Diplocus*, *Akenodon*, *Amphimeryx* [119] etc. etc.

ее принадлежит семейство антракотериев в нескольких видах, как-то *Anthr. magnum, alsaticum, hippoideum, minus* и т. д. *Hyaemoschus rottensis, choerotherium Larteti, Palaeochoerus* (*Hyotherium* H. Meyer.), *Cainotherium* в пяти или шести видах и маленький носорог *Rhinoceros minutus,* а также другой носорог с двумя маленькими поставленными поперечно, рядом на двух носовых костях, рогами *Rhinoceros pleuroceros* Duv. Что всего замечательнее в этой второй фауне, это появление значительного числа настоящих жвачных с совершенным canon (два сросшиеся средние пальца) на передних и задних ногах. Есть все основания думать, что жвачные эти суть прямые потомки *Gelocus* первой фауны. Все они однако еще не имеют рогов и снабжены обыкновенно большими верхними клыками вроде современной кабарги; некоторые роды их имеют 7 зубов в нижней челюсти. Родовые формы этих жвачных слишком известны всякому палеонтологу под именем *Amphitragulus, Elaphetherium, Dorcatherium,*[120] *Dremotherium,*[121] так что распространяться о них незачем. Число индивидуумов этих первых жвачных уже очень велико и нельзя не заметить, что сильное развитие этого семейства начинает вытеснять другие genera. Способность пережевывать жвачку есть физиологический акт, который развился только мало-помалу и развитие которого дало огромное преимущество всем формам, обладавшим этой особенностью, над теми, которые не имели ее, так как жвачное способно питаться и даже процветать на столь малопитательной и грубой пище, которая решительно недостаточна, чтобы просто поддержать жизнь всеядного животного. Дурное качество своей пищи (трава, мох, ветви, кора) жвачное возмещает поглощением огромных количеств ее, а оно это может делать на том основании, что оно складывает эту дурную, но обильную пищу в своей pansum и пережевывает ее впоследствии при покое и даже во время сна. Всеядное же животное не способно к этому, у него нет громадного pansum, служащего складочным местом пищи, и все количество, нужное

ему для поддержания организма, оно должно собрать и пережевать в то короткое время, когда оно выходит на корм. В современную эпоху мы имеем в группе *Paridigitata selenodonta*, т. е. парнопалых с полулунными зубами, только одних жвачных (*Ruminantia*), в миоценовую же жило еще, кроме того, много родов *Paridigitata selenodonta*, которые не обладали способностью пережевывания,— *Paridigitata selenodonta omnivora*. На этом основании мы должны разделить парнопалых с полулунными зубами, которых я называю селенодонтами,* на две группы, одни *селенодонты всеядные*, другие *селенодонты жвачные*, *Selenodonta omnivora* и *Selenodonta ruminantia*. Дойдя до этого вывода, мы можем применить его к нашим двум древнейшим фаунам миоцена и тогда значение их станет ясным для нас. Моя первая или древнейшая фауна не содержит еще ни одного жвачного животного, в ней преобладают из парнопалых всеядные селенодонты и только одна маленькая форма, *Gelocus Aymardi*, обнаруживает признаки, которые говорят нам почти совершенно несомненно, что форма эта имела уже желудок осложненный, разделенный на три отдела.** Как бы то ни было, настоящих жвачных в первой фауне нет вовсе.

Во второй фауне, напротив того, мы встречаем уже значительное число настоящих жвачных, которые и перечислены мною выше, но жвачные эти, в противность тому, что мы видим

---

* Я предложил для устранения вечного смешения *Suida*, т. е. парнопалых с бугорчатыми зубами с парнопалыми, имеющими полулунные зубы, в которое впадают решительно все палеонтологи, строго разделить эти группы на *Paridigitata selenodonta* (от selenos — луна) и *Paridigitata bunodonta* (bunos — бугор). Как первые, так и вторые могут, по физиологической особенности пережевывания, быть подразделены на omnivora и ruminantia, но настоящих жвачных свиней (*Bunodonta*) пока еще нет, хотя *Dicotyles* и явно стремится развиться в жвачную свинью.

** Т. е. желудок, подобный тому, который встречается у ненастоящих современных жвачных, трагулид, верблюдов, и который находится также у американской свиньи — *Dicotyles*.

в этой группе теперь, еще не развили рогов. Уже самая способность пережевывания пищи дает им огромный перевес над всеядными селенодонтами, и мы замечаем, что число этих последних уменьшается значительно; во всех отложениях этого периода кости жвачных форм уже попадаются в огромном числе, тогда как представители двух семейств всеядных селенодонт, живущих еще в это время (антракотерии и кайнотерии), сравнительно немногочисленны, хотя и попадаются еще нередко. К сожалению, ни в первой, ни во второй фауне не найдено костей анхитерия, или вообще такого рода, который бы связывал эоценового *Pal. medium* еще теснее с среднемиоценовым *Anchitherium aurelianense.* Что такие роды однако существовали в этой второй фауне, доказывается находкою переднего куска челюсти анхитерия в отложениях, содержащих вторую фауну, в Курнон,[122] в Оверне. Экземпляр этот принадлежит профессору Мильн-Эдвардсу и отличается несколько от более новых анхитериев среднего миоцена большим развитием переднего premolaire (p^4), что приближает его к палеотериям. Отложения, содержащие вторую миоценовую фауну, весьма многочисленны во всей Европе, к ним принадлежат самые нижние пески Орлеана,[123] голубоватые известняки Оверни,[124] прослоенные индузиевыми известняками (но не известняки Пюи, как говорит Ляйель,[125] потому что в Пюи существует только древнейшая фауна, а нет и следа 2-й фауны, попадающейся в Оверне, хотя и возможно, что она была и там, но уничтожена бесследно размыванием), нижние мергели Тулузы,[126] известняки Mont de la Justice близ Digoin,[127] лигниты Лобсана,[128] в Эльзасе, нижние лимнеевы известняки Маноск[129] и кремнистые известняки близ Нарбонна,[130] далее лигниты Кадибоны[131] близ Генуи, Рошетт,[132] близ Лозанны, песчаники Бумбаха и Аарвангена[133] в Швейцарии, лигниты Мисбаха в Баварии, нижние пески Вейсенау[134] и пласты церитов Майнцского бассейна, глины средней буроугольной формации Германии, близ Густернгайна, лигнит Ротт[135] близ Бонна и, наконец, конгломераты и лигниты Monte-

Promina в Далмации. В Венском бассейне эта вторая фауна еще не представлена вовсе.

3-я миоценовая фауна. В третьей миоценовой фауне преобладание истинных жвачных становится до такой степени явным, что мы можем считать это за главный отличительный признак ее; преобладание даже не выражает истинного положения дела, и жвачных в этой фауне следует назвать вполне господствующими; все всеядные селенодонты исчезли, повидимому, совершенно,* или сохранилась, может быть, только одна форма их — *Anisodon* (*Chalicotherium*), весьма характерный genus 3-й фауны; они были, очевидно, вытеснены и побеждены огромным развитием жвачных. Кроме того, у этих жвачных впервые в истории земли появляются костяные рога (Geweihe), но еще очень простые, состоящие из простого шипа или раздвоенной вилки, ветвистых рогов не попадается вовсе. Из таких жвачных, характеризующих эту фауну, следует упомянуть, как о главных формах, о *Hyaemoschus crassus* и *Guntianus, Cervus dicroceras, Palaeomeryx Bojani, Micromeryx,*[136] *Flourensianus* и много других видовых форм рода *Palaeomeryx.* Кроме плотнорогих представителей жвачных, в этой же фауне

* Положение *Chalicotherium* стало до такой степени шатким, что мы решительно не знаем, куда причислить его. Блэнвилль, конечно, ни мало не стесняясь, ставит его к аноплотериям под именем *Anoploth. grande* и то же самое делают все остальные палеонтологи. Из остатков его в Париже существует целая голова и в Абердине — другая из Индии, но, как я уже говорил, череп составляет для современного состояния остеологии слишком запутанное и трудное явление и по нему одному нам трудно судить об ископаемой форме. Если судить по молочным зубам этого рода (которые существуют в Мюнхенском музее, из известняков Эггингена, близ Ульма) и принять во внимание весь характер зубной системы, не увлекаясь внешнею аналогиею формы зубов с аноплотериями, то более чем вероятно, что *Chalicotherium* придется отнести к непарнопалым. Его m^3 имеет всего две Loben, без заднего talon, и три нижние молочные зуба (d^1, d^2, d^3) абсолютно идентичны со сменными (p^1, p^2, p^3), а этого мы не знаем ни для одного парнопалого, тогда как оно норма для непарнопалых.

появляются в первый раз и полорогие (Hörnertragende) представители жвачных в виде нескольких антилоп с простыми гладкими рогами, как-то *Antilope sansaniensis* и *A. Martiniana*. *Suidae* представлены тоже замечательным *Choerotherium*, перешедшим из прежней фауны, и затем несколькими видами *Palaeochoerus*, *P. Meisneri*, *Soemerringii* etc. без большого развития клыков. Самая замечательная форма *Suidae* в этой фауне есть бесспорно *Listriodon splendens*, весьма характерный для нее. Из непарнопалых (*Perissodactyla*) весьма характерны для третьей фауны 2 носорога, *R. brachypus* и *Aceratherium sansaniense*, и, наконец, по преимуществу, наш анхитерий, центр развития которого заключается здесь. Здесь же впервые замечается совершенно внезапное появление динотериев и мастодонтов; как и откуда явились эти огромные формы, мы не имеем никакого понятия. Вместе с ними попадается и большая обезьяна — *Pliopithecus antiquus*. Эта фауна заложена в Сиваликских холмах Индии и даже в Китае, как видно по зубам, описанным недавно Р. Овеном и приобретенным английским консулом из китайских аптек в Кантоне, где их употребляют истертыми в порошок в виде лекарства. К отложениям этой эпохи причисляются слои Сансана, в южной Франции, известняки Монтабюзара близ Орлеана, мергели ла Шо де Фон, лежащие под верхнею морскою молассою Швейцарии, верхние слои Вейссенау[137] в Майнцском бассейне, известняки близ Эггингена[138] и Ульма,[139] слои Штейнгейма, налегающие на пресноводный песчаник с *Paludina rugosa*[140] и переполненные литоринеллами, может быть, Litorinellenkalk Майнцского бассейна, лигниты Эльгг в Швейцарии и Hohe Rhonen около Боденского озера[141], мергели Георгенсмюнда в Баварии и бурый уголь Эйбисвальда[142] в Австрии. В Венском бассейне эта третья миоценовая фауна современна, по мнению Зюсса, нижним слоям Венской третичной формации.

Геогностический горизонт, в котором заложена моя третья фауна, я считаю очень важным: в нем вырабатываются все

элементы того населения, которое, развиваясь еще больше в следующем ярусе, уже ведет нас к знакомым типам, заселяющим землю по окончании миоценового периода, и главным, самым характерным членом этой третьей фауны следует считать анхитерия, который держится очень строго этого горизонта и, насколько известно до сих пор, не подымается никогда выше его, являясь, кроме того, всегда в одной неизменной видовой форме *Anch. aurelianense*. Этот горизонт можно назвать средним миоценом (Miocène moyen, Lartet).

Подымаясь затем выше в последовательности отложений, есть все основания думать, что необходимо, до конца миоценового периода, принять еще существование двух фаун, из которых нижняя, или 4-я, повидимому, находится в отложениях, окружающих Симорр[143] и Велефранш д'Астарак,[144] а также в слоях Rive de Gier близ Лиона, далее в лигнитах Monte-Bamboli[145] с *Sus choeroides* в лигнитах и песчаниках Винтертура[146] с их замечательною обезьяною и большим *Hyaenailurus*[147], а затем за этой фауною следует другая,* пятая фауна, известная нам гораздо полнее и знакомая всякому палеонтологу как фауна верхних мергелей Маноска,[148] Cucuron, песков Эппельсгейма, песков Монпелье,[149] этажа Оенингена, красных глин Марафона близ Афин (Пикерми). Эта же фауна заложена поверх пластов церитов Венского бассейна[150] и наполняет еще весь верхний Tegel и Бельведерский щебень,[151] а также отложения близ Балтавара.[152] Нордман[153] нашел эту фауну в Бессарабии (местности я не знаю), и его *Thalassictis robusta* найдена также в отложениях Западной Европы, в Cucuron и в Пикерми и известна теперь как *Ictitherium Orbignyi* [154] Gaudry (*Hyaena hipparionum* Gervais). Если остатки *Aceratherium, Hipparion, Mastodon,* приводимые

* Так как, однако, отложения, современные Симорру, исследованы еще недостаточно, а я беру за основу моего деления только самые несомненные комплексы животных форм, то я и не стану делать этого деления, а стану рассматривать оба отложения как мою четвертую фауну — Miocène supérieur Lartet.

г-ном Барботом де Марни[155] из Балтского яруса,[156] после точного определения их окажутся в самом деле принадлежащими этим genera, то ему будет принадлежать заслуга находки в южной России верхнего горизонта миоценовых отложений и притом в таком несомненном виде, что вся неопределенность и шаткость положения, в котором находились эти слои до его открытия, прекращается и мы получаем еще одну несомненно верхнемиоценовую местность, доказывающую, что к концу миоценового периода весьма сходная сухопутная фауна распространялась от Бискайского залива до Гималайских гор,* и даже до Китая, так как несколько характерных форм этой фауны, *Tapirus* и *Anisodon,* найдены и в Китае. Фауну, заложенную в перечисленных мною отложениях, я называю 4-ю миоценовою фауною и ею заканчивается миоценовый период.** Промежуток времени, истекший между обеими фаунами, 3-й и 4-й, конечно, должен быть очень продолжителен, потому что значительное число genera третьей фауны успело совершенно исчезнуть и место их занято другими представительными родами и видами. Уже в третьей фауне преобладание жвачных стало очевидным, в четвертой же число их умножается до чрезвычайной степени. Кроме того, в отложениях третьей фауны жвачные снабжены только очень простыми головными придатками, в четвертой же мы находим уже значительное число видов с разветвленными и даже лопатообразно расширенными рогами (Geweihe), а также множество полорогих (антилоп) с узорчато извитыми рогами (Hörner). Эпоха эта была, очевидно, эпохою

* Переходя в Индию, однако, характер фаун изменяется примешиванием других тропических форм, которые затем, повидимому, к началу плиоцена, выработали из себя типы, приспособленные к более умеренному климату, и эти последние распространились и по Европе, так что здесь мы находим в плиоцене genera, появившиеся в Индии уже в верхнем миоценовом периоде, только в других видовых формах.

** И в этом я следую примеру Ларте, Годри и всех без исключения палеонтологов, занимавшихся позвоночными.

наибольшего процветания крупных видов семейства жвачных, хотя и мелкие представители тоже чрезвычайно многочисленны. Появляются жирафы, а также жирафоподобные антилопы (*Helladotherium*)[157] и, за исключением самого нового в истории жвачных семейства быков (*Bovidae*),* все главные отделы представлены очень богато. Семейство *Suina* представлено множеством видов, хотя все они отличаются отсутствием больших клыков. Анхитерии третьей фауны заменены гиппарионами, ацератерии (четырехпалые носороги) еще живут, но преобладающими формами являются уже трехпалые носороги. Мастодонты[158] представлены еще довольно богато, но слонов нет еще и следа в Европе (в той же фауне Индии, однако, есть стегодоны,[159] представляющие все промежуточные звенья между мастодонтами и слонами, и даже настоящие слоны). Динотерий[160] принадлежит еще к этой фауне, так же как и загадочный *Anisodon*. Обезьяны очень многочисленны, если не числом родов, то индивидуумами. Первое появление гиэнид в Европе тоже совершается в этой четвертой фауне.

Предлагаемое здесь деление миоценового периода по фауне млекопитающих на четыре главные отдела[161] я не имею претензии считать абсолютно верным или окончательным,но мне кажется, что при внимательном изучении всех представителей этого класса и их взаимных отношений между собою в миоценовый период, подобное деление само собою представляется нашему уму; я привел здесь только самые общие черты каждой фауны и самый общий характер, по которому одну можно и даже следует отделить от другой, но изучение подробностей, в которые невозможно входить здесь, еще более подкрепляет выведенное заключение. Конечно, отдельность этих фаун так очевидна потому, что мы не имеем всей последовательности

* В тропической миоценовой фауне Индии, одновременной с моей 4-й фауной, появляются уже переходные формы к быкам: *Bibos* (Falconer), *Hemibos* (Falc.).

слоев, когда же она будет найдена, то, конечно, одна фауна будет незаметно переходить в другую и в то время деление мое может окажется и не выдерживающим критики; что же касается современного периода, то несомненно одно, что все мои четыре фауны разделяются между собою гораздо резче, чем отличается, например, плиоценовая фауна лёсса и кватернерных отложений Европы от современной фауны, так как каждая из моих миоценовых фаун представляет значительное число своеобразных, только ей свойственных genera, тогда как все genera плиоцена (кроме эласмотерия,[162] но следует ли отделять эту форму от *Rhinoceros*, это еще очень сомнительно) продолжают жить еще и поныне.

Все, предлагающие какие-нибудь свои деления, обыкновенно очень склонны находить недостатки в делениях, предложенных другими, и в эту ошибку поневоле приходится впадать и мне. Венский профессор Зюсс,[163] исследуя фауны Венского бассейна, тоже предложил деление миоценовых фаун; его первая и вторая фауны совпадают с моею третьею и четвертою фаунами, третья же и четвертая фауны Зюсса принадлежат уже плиоцену, и я не касаюсь их. За основу своего деления проф. Зюсс принял присутствие известных видов мастодонтов, и вот на эту основу мне и приходится возражать. Из всех ископаемых форм мастодонты менее всего могут быть положены в основу какого-нибудь деления по двум причинам: первая та, что генеалогия их совершенно неизвестна, вторая же и более важная состоит в том, что мы решительно не знаем, что такое «вид» мастодонта, и какие виды находятся только в данных отложениях и не находятся в других. Мы имеем в одной Европе огромное число так называемых «видов» мастодонтов, описанных разными авторами (напр. *Mastodon longirostris, angustidens, brevirostris, maximus, Buffonis, tapiroides, turicensis, Pentelici, Simorrensis, Borsoni, Arvernensis, Vellavus, Vialetti* etc., etc.), если же прибавить к ним индейских и американских мастодонтов, то число видов утроится. Все эти виды основаны почти исключительно

на отдельных зубах, не исключая и молочных, и так как принципов для видового деления не существует в науке абсолютно никаких, то и понятно, что при обилии находимых зубов, при множестве любителей, желавших увековечить свое имя, привешиваемое после видового названия, и при страсти находить что-нибудь новое, под конец оказалось столько имен и такая литература, что распутать все это становится невозможным. Виды, признанные Блэнвиллем, не приняты никем другим; Фальконер пытался было поправить дело, но безуспешно, а открытие *Mastodon Pentelici*, соединявшего трилофодонтов с тетралофодонтами, еще более затруднило систематику. В настоящее время решительно невозможно сказать ничего положительно о видах мастодонтов, они требуют все новой проверки и на старую литературу полагаться невозможно. Стратиграфические отношения видов к слоям еще темнее и на них уже абсолютно нельзя полагаться, вот почему и деление проф. Зюсса, основанное на мастодонтах, нельзя считать прочным. В угоду идее, что *Mast. tapiroides* самый древний вид, он даже опускает столь ясно определенное отложение Оенингена на два этажа ниже, чего решительно нельзя допустить. Носороги представляют подобную же, если еще не бóльшую путаницу видов, поскольку они основаны только на зубной системе, поэтому я цитировал только такие виды, которых целый скелет, если не описан, то известен и существует в коллекциях. Я думаю, что в самом деле, даже употребив годы на этот бесплодный труд, самый добросовестный палеонтолог не мог бы распутать вопроса о видах и о стратиграфии всех описанных мастодонтов и носорогов; единственное средство сделать что-нибудь, это исследовать вновь весь материал и затем дать имена, не стесняясь правами на Priorität прежде данных имен, до тех же пор, пока этого не будет сделано, виды мастодонтов и носорогов, основанные только на зубных признаках, не могут решительно быть принимаемы в основание каких бы то ни было геологических делений.

Возражая против основы, выбранной Зюссом для деления, я должен возразить также против заключения, к которому пришел он из рассмотрения своих последовательных фаун.

Я уже заметил, что фауны, которые я предлагаю различать в миоценовую эпоху, представляют каждая весьма обособленный характер, так что всякий палеонтолог, знакомый с населением млекопитающих миоценового периода, желая подразделить его на отделы, не мог бы выбрать других делений; та же обособленность двух первых фаун, определенных проф. Зюссом в Венском бассейне, и отличие их от первой плиоценовой фауны были замечены и им; только оба мы приходим к разным выводам. Он считает приводимую им последовательность за истинную и, видя такие различия между своими двумя последуюшими миоценовыми и двумя плиоценовыми фаунами, приходит к заключению, что теория постепенного перерождения видов несправедлива и что виды в продолжение каждого отдельного периода оставались неизменными, но что затем наступали *короткие промежутки времени*, в которые под влиянием изменения внешних условий и происходило быстрое изменение видов. Короткие промежутки эти он называет Umprägungsperioden. С этим взглядом, однако, никак нельзя согласиться, да он и не имел решительно никакого отголоска в науке. Что такое эти Umprägungsperioden, автор не поясняет, происходило ли это Umprägung на отдельных индивидуумах, так что один вид переходил прямо в другой, или же оно совершалось медленным воздействием внешних условий на целый ряд поколений, об этом автор не говорит ни слова, а в этом заключается вся задача. Если автор держится первого мнения, т. е. что одни виды внезапно переходили (т. е. сменялись по его взгляду) в новые, то это есть не что иное, как старое воззрение на генетическую независимость видов, выраженное другими словами; если же автор держится второго взгляда, т. е. что перемены происходили медленным воздействием внешних условий на целый ряд поколений, то ведь в этом состоит теория переходов

в том виде, как она поставлена Дарвином, и следовательно перефразировать ее незачем.

Насколько мне кажется, это принятие коротких *периодов превращения* (Umprägungsperioden) не имеет в свою пользу решительно ни одного факта и опровергается всем, что мы видим в современной и о чем можем заключать в прошлой истории земли. Если толчок к изменению организма был даваем всегда внешними условиями (а этого не отрицает и Зюсс), то ведь несомненно, что изменение этих условий происходило обыкновенно так медленно, что отдельные индивидуумы той цепи существ, которую мы называем «видом», в течение своей короткой индивидуальной жизни, почти не ощущали этих перемен, а если перемены эти, отражаясь на их организме, и вызывали в нем изменения, то изменения эти были, конечно, так слабы в каждом отдельном индивидууме, что их можно назвать незаметными, и только постепенное, непрерывное суммирование их в данном направлении вело, наконец, к результатам, ощутительным для наших чувств. Вот эти-то «ощутительные для наших внешних чувств результаты изменения организма» мы и возводим в «виды» или «роды» и на них сосредоточиваем все наше внимание; все лежащее между этими, уже ясно измененными формами, приурочивается в одну или другую категорию, т. е. начальному или конечному члену «виду и роду» данного изменяющегося ряда, и для этих промежуточных форм наша систематика не имеет даже и места. Приверженцы видовой самостоятельности (а с ними и Зюсс) берут только эти обособленные уже формы и упускают из виду все, что лежит посередине. А в это упущение мы можем впасть особенно легко, когда дело касается ископаемых форм, находка которых есть только дело счастливой случайности. Как фауны Зюсса, так и 4 фауны, предложенные мною, представляют разорванные между собою комплексы животных форм, уже резкое различие их между собою говорит совершенно несомненно в пользу этой разорванности, и промежутки времени, отделяющие один комплекс

форм от другого (одну фауну от другой), следует исчислять, конечно, десятками, если не сотнями тысяч лет. Сделав общий обзор одной части населения всего миоценового периода, м видели, до какой степени это население изменилось от начала и до конца его; стараясь затем понять, в чем именно состояло изменение характера всего населения, мы пришли к заключению, что самый резкий, бросающийся в глаза характер всех последующих фаун, в сравнении с предыдущими, состоит в появлении и затем постепенном развитии и умножении редуцированных, специализированных и приспособленных форм над менее приспособленными, обобщенными. Вот общий характер развития, в нем мы различили, так сказать, четыре станции, т. е. просто четыре отложения, население которых представляет нам все более и более сильное развитие этого преобладания специализированных форм (жвачных, травоядных) над обобщенными (всеядными). Полагать, что только эти четыре станции и существовали и что они не связаны самыми тесными промежуточными звеньями, было бы противно всему, что мы знаем о постепенном ходе изменений, а это именно и делает Зюсс, вводя совершенно ненужные Umprägungsperioden, тогда как для нас развитие несомненно шло непрерывно, не останавливаясь ни на момент и не делая никогда быстрых скачков.[164]

Что касается специально до избранной мною формы — анхитерия, на котором я хотел показать самый путь, манеру, каким образом происходят изменения форм в природе в последовательные периоды, то я полагаю, что в этом случае существование перехода доказывается очень ясно и что более полной цепи незаметно переходящих друг в друга форм нельзя и требовать, если принять во внимание, что четыре формы, взятые мною для доказательств этого перехода, отделены между собою такими огромными промежутками времени. Моя первая форма— *Pal. medium*, взята из верхнего эоцена, а затем мы переживаем смену двух фаун (1-й и 2-й миоценовых), в которых благодаря

редкости отложений этого периода не найдено до сих пор никаких остатков, относящихся до цепи форм нашей палеотеро-гиппоидной серии, кроме куска челюсти, и даже этот кусок носит на себе все признаки промежуточного типа между обеими уже сильно обособленными формами — палеотерия и анхитерия. Только в третьей фауне, благодаря счастливой случайности, мы ловим нашу нить и определяем промежуточный характер среднемиоценового анхитерия, затем нить опять прервана, между нашею третьею фауною среднего миоцена (этаж Сансана, где заложен анхитерий) и фауною верхнего миоцена мы видим промежуток (фауна Симорра) и даже знаем несколько форм, характеризующих его, но до сих пор так неполно, что не считаем вправе строить целую фауну на основании лишь немногих животных форм. Мы опять ловим нашу нить форм лишь в верхнем миоцене, в форме гиппариона, и прослеживаем ее уже непрерывно до лошади. Однако, несмотря на такую разорванность в нашем знании форм палеотеро-гиппоидной цепи, те четыре формы, которые мы знаем, говорят так несомненно в пользу существования постепенного перехода изменением одной формы в другую, что в этом едва ли станет сомневаться сравнительный остеолог, который даст себе труд проследить эту цепь форм не только по рисункам, но и на самом деле, т. е. по оригиналам; вследствие чего, что до меня касается, то я полагаю, что описанный мною ряд форм фактически и несомненно подтверждает существование теории перерождения и перехода животных форм во времени.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Буква P при цифре означает, что изображенная кость принадлежит палеотерию; буква A — анхитерию; буква H — гиппариону, а буква D означает лошадь, так как взятая для сравнения дикая форма лошадиных называется *Daw* (*Equus Burchelli*).

В ссылках на Oss Foss. таблицы, обозначенные арабскими цифрами, обозначают последнее, 8-е издание, обозначенные же римскими означают 4-е издание 1825 года.

ТАБЛИЦА I

(Размеры в $^1/_2$ нат. величины)

Рис. 34. В нат. велич. Три metacarpalia *Pal. medium* с проксимальной поверхности и в разрезе по середине: mg — фасетка, которую II metac. касается os magnum; uc — косая фасетка, которую III metac. скользит по unciforme.

Рис. 35. Humerus анхитерия, 35 supra, вид сверху; tmj — tuberculum majus; tmn — tuberculum minus, между ними первый след зарождающегося промежуточного бугра для хрящевой подушки m. bicipitis; 35 lat — дистальная или нижняя суставная часть той же кости; st — выступ, врезывающийся в radius.

Рис. 36. Pisiforme анхитерия; cu — сочленение с cubitus; py — сочленение с pyramidale.

Рис. 37. Лопатка анхитерия; pc. processus coracoideus.

Рис. 38. Tibia и fibula, рядом разрез их.

Рис. 39. Astragalus спереди.

Рис. 40. Атлас; av — место вхождения шейной артерии.

Рис. 41. Задняя левая конечность анхитерия спереди и рис. 42 — сбоку.

Рис. 43. Дистальный конец III metat. с пальмарным блоком.

Рис. 44. Проксимальная поверхность первой фаланги среднего пальца, чтобы показать, что вырез для блока находится только назади.

Рис. 45. Копыто среднего пальца у *Equus Burchelli* для сравнения с копытом анхитерия.

Рис. 46. Axis, на котором уже видно, что processus odontoideus принял характеристическую, плоскую лошадиную форму, тогда как у палеотериев (см. Cuv. Oss. fossiles, vol. V, Axis) он имеет еще вид круглого зуба (dens epistrophei).

Рис. 47. Radius и ulna левой стороны.

Рис. 47. Infra. Дистальный конец их; sc — поверхность для scaphoideum; lu — для lunare, p — для pyramidale.

Рис. 48. Задняя поверхность последнего поясничного позвонка, чтобы показать характерное для лошадей сочленение.

Рис. 49. Acetabulum таза.

ТАБЛИЦА II

(Размеры в $^2/_3$ нат. величины)

Все изображенные кости принадлежат левой стороне; оригиналы были правые, но так как рисовка через зеркало ведет к неточностям, то все ко-

сти рисованы прямо с натуры и являются на таблице левыми.[165] Одиночная буква означает название самой кости, двойная буква обозначает фасетку для соответствующей кости. Римские цифры указывают на числовое название пальцев.

Рис. 1. Carpus анхитерия; scaphoideum, l.— lunare, m — magnum, u — unciforme; uc — фасетка, которою lunare опирается на unciforme.

Рис. 2. Дистальная поверхность трех костей первого ряда carpi у *Palaeoth. crassum* и Рис. 3. у анхитерия (pyramidale анхитерия у меня не было, поэтому этой кости нет на рис. 3). s—scaphoideum; l — lunare; p — pyramidale; td — ямка для trapezoideum; mg — для os magnum; uc — для unciforme; tm — ямка для бугра os magnum; tz — место, где прикреплялось trapezium.

Рис. 4. Pyramidale гиппариона; ul — фасетка для локтя; ps — для pisiforme; uc — для unciforme.

Рис. 5. Дистальная поверхность unciforme у лошади; рис. 11 у анхитерия и рис. 12 у гиппариона, чтобы показать постепенное разрастание поверхности 3 m, поддерживающей большой III палец; 4 m — поверхность для IV metacarpale; 5m*— место прикрепления рудимента V.

Рис. 6 и 7. Дистальная поверхность trapezoidei у гиппариона и лошади: mg — сочленение с magnum; 2m— место II metac; 3 m —появление у лошади добавочной поверхности для III, среднего metac.

Рис. 8, 9, 10. Unciforme палеотерия, анхитерия и гиппариона сбоку: ln — поверхность для lunare; py — для pyramidale; 3 m, 4 m — места для metacarpale III и IV пальцев; 5 m — место привеса рудимента V metac.

Рис. 13 и 14. Astragalus *Pal. crassum* и анхитерия; sc — поверхность для scaphoideum; cu — для cuboideum.

Рис. 15. Carpus и metacarpus гиппариона с костями второго только ряда. Значение букв то же, что и на рис. 1.

Рис. 16. Calcaneus анхитерия: ac — наружная астрагальная фасетка; ai — внутренняя, разделенная через sulcus sustentaculi; cu — поверхность для cuboideum.

Рис. 18, 17 и 19. Scaphoideum и cuboideum палеотерия, анхитерия и лошади сверху. Постепенно увеличивающееся scaphoideum (s), дающее опору III (среднему) пальцу, оттесняет cuboideum (c и cu) в сторону.

Рис. 20. Задняя нога анхитерия: s-scaphoideum;c-cuboideum; 2+3 cn— два сросшиеся cuneiforme.

---

* [В таблице В. О. Ковалевского, воспроизводимой нами без изменения, фасетка для рудиментарной пятой пястной, расположенная внизу, ошибочно обозначена 3m — *Ред.*].

Рис. 21, 22 и 23. Cuboideum (c), cuneiforme 3 m (cn^3) и cuneiforme 2 m (cn^2) палеотерия, анхитерия и лошади. Средняя кость (cn^3), поддерживающая серединный большой палец, постепенно оттесняет обе другие на второй план. На рис. 22 уже ясно видно, что cuboideum (c) и cuneiforme 2 m (cn^2) стали давать большие фасетки (3 m) для расширившегося III пальца. X — расширение задней части cuneiforme tertium, соответствующее тому же расширению x III пальца рис. 30-го.

Рис. 24, 25, 26. Проксимальная поверхность трех соединенных пальцев (metacarpalia) передней конечности (manus). Видно постепенное утолщение среднего пальца и утончение боковых, особенно на разрезах их в середине. Фасетка uc становится больше и горизонтальнее; на рис. 26 видно, что увеличенный средний палец приобрел себе две новые точки опоры td и uc, соответствующие поверхностям 3 m на рис. 7 и 5.

Рис. 27, 28, 29, 30. Проксимальная поверхность трех пальцев ноги (metatarsalia) во всей палеотеро-гиппоидной серии, от палеотерия до лошади. У анхитерия являются на расширенном среднем пальце добавочные фасетки 2 c и cu, соответствующие фасеткам cn^2 и наклонной на c рис. 23; они увеличиваются у гиппариона (рис. 29) и достигают наибольшего развития у лошади (рис. 30), причем у этой последней, для приобретения большей плоскости опоры, развивается еще расширение x, соответствующее x рис. 22.

ТАБЛИЦА III

Рис. 50. Часть черепа взрослого анхитерия в $^1/_3$ нат. величины, чтобы показать относительное положение орбиты, process. zygom. и foram. infraorbitale.

Рис. 51. Раздавленная голова молодого индивидуума с молочными зубами и сменными, выпрепарованными в челюстных костях. Последний зуб (m^3) еще не занял своего места и только что начинает прорезываться сверху и снизу; d^1, d^2, d^3— три молочных зуба сверху и снизу; p^1, p^2, p^3— три сменных зуба. P^4 не имеет молочного предшественника.

Рис. 52. Правая premaxilla анхитерия.*

Рис. 56. Обе premaxillae сверху.

Рис. 57. Передняя часть нижней челюсти, представляющая целое symphysis нижней челюсти в нат. велич. Видны клыки (c) и все резцы нижней челюсти с первыми следами центральной инвагинации эмали.

---

* [В таблице В. О. Ковалевского, воспроизводимой нами без изменения, этот рисунок ошибочно обозначен 52 (рисунок расположен между рисунками 56 и 68). — *Ред.*]

Рис. 53. Ряд верхних зубов в нат. велич. d^1, d^2, d^3 — три молочных.

Рис. 52. Полный ряд зубов взрослого индивидуума (голова рис. 50), на p^1 и p^2— первое появление будущей внутренней колонки лошади.

Рис. 55. Нижняя челюсть старого индивидуума.

Рис. 58. Три нижних молочных зуба; форма их более вытянута и раздвоение заднего рога передней полулуны сильнее, чем на сменных зубах; p^4 — не сменяемый 1-й передний premolare.

Рис. 62, 61, 60 и 59. Верхние molares *Plagiolophus*, *Anchitherium*, *Merychippus* и *Hipparion*. В нат. вел.

Рис. 63, 64, 65 и 66. Нижние molares тех же genera.

Рис. 67 и 68. Клыки (canines) анхитерия. На них можно видеть, что с, приписанный Фраасом анхитерию, не мог принадлежать ему. Точно так же и с из Эйбисвальда, приписанный Петерсом анхитерию, принадлежит не ему, а есть широкий верхний клык *Hyaemoschus crassus*.

ЛИТЕРАТУРА,

ЦИТИРУЕМАЯ В. О. КОВАЛЕВСКИМ В РАБОТЕ «ОСТЕОЛОГИЯ *ANCHITHERIUM AURELIANENSE* CUV. КАК ФОРМЫ, ВЫЯСНЯЮЩЕЙ ГЕНЕАЛОГИЮ ТИПА ЛОШАДИ (Equus.)» *

Blainville, H. M. Ducrotay de 1864. L'Ostéographie paléontologique. Paris.

Cuvier, G. 1835. Les recherches sur les ossements fossiles. Paris. 4-me édition.

Fraas, O. 1869. Die Fauna von Steinheim. Würtembergische Jahreshefte.

Gaudry, A. 1862. Animaux fossiles et géologie de l'Attique. Paris.

Gervais, P. 1850. Zoologie et Paléontologie française, 2 édition, Paris.

Hensel, F. 1860. Ueber Hipparion mediterraneum, Abh. K. Akademie, Berlin.

Huxley, T. 1869. Anniversary address of the president of the Geological Society, Quart. Journ. Geol. Soc. London. v. 26.

Lartet, E. 1851. Colline de Sansans, Paris.

Leidy, J. 1869. Extinct Mammalian Fauna of Dacota and Nebrasca. Journ. of the Acad. of Nat. Sci. of Philadelphia.

Maak, A. 1869. Monographie der Lophiodonten.

Meyer, H. V. 1834. Fossile Zähne und Knochen von Georgensgmünd. Frankf. a. M.

Pictet, F. 1867. Succession des Gastropodes et des Lammellibranches dans la formation cretacée, Genève.

Rütimeyer, L. 1862. Eocänen Säügethieren aus dem Gebiet des schweizerischen Jura. Basel.

Rütimeyer L. 1869. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Pferde und zur vergleichenden Odontographie der Hufthiere überhaupt.

* [Список составлен Л. К. Габуния. — *Ред.*]

ПРИЛОЖЕНИЯ



ПОСЛЕСЛОВИЕ РЕДАКТОРА

За последние годы у нас наблюдается значительное усиление интереса к научным трудам великого русского ученого, основателя эволюционной палеонтологии Владимира Онуфриевича Ковалевского. Это вполне понятно: его бессмертные произведения не только составляют славу и гордость русской науки, — они освещают путь, по которому должно итти дальнейшее развитие наших исследований, они служат лучшим руководством для работников советской палеонтологии.

Этим, однако, их значение не ограничивается: они заслуживают пристального внимания всех советских биологов, без различия специальностей. В своем докладе о положении в биологической науке, сделанном на сессии Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук имени В. И. Ленина (31 июля—7 августа 1948 г.), крупнейший советский биолог, академик Т. Д. Лысенко упомянул В. О. Ковалевского среди немногих, самых выдающихся русских биологов-дарвинистов, которые «со всей присущей истинным ученым страстью отстаивали и развивали дарвинизм» (Т. Д. Лысенко, 1948, стр. 10). В недавно опубликованной статье о советском творческом дарвинизме академик И. И. Презент (1947, стр. 7, 8, 17, 22) подчеркнул, что исследования В. О. Ковалевского представ-

ляют глубокий интерес для работников советской науки, — последователей гениального И. В. Мичурина, основателя новой, мичуринской биологии.

Вот почему нам представляется совершенно необходимым переиздание научных трудов Ковалевского, прежде всего,— его палеонтологических монографий. В этой книге мы даем его работы по палеонтологической истории семейства лошадиных. Монография «Об *Anchitherium aurelianense* Cuv. и о палеонтологической истории лошадей» была первой из задуманных им палеонтологических работ по ископаемым млекопитающим. Она была опубликована, в незаконченном виде, в «Записках Академии наук» в 1873 г. Несколько позже в том же году он создал другую классическую монографию, которая была написана на русском языке и издана, как магистерская диссертация, под заглавием «Остеология *Anchitherium aurelianense* Cuv. как формы, выясняющей генеалогию типа лошади (*Equus*)». Это была совершенно новая работа, лишь в незначительной своей части совпадающая по содержанию с первой.

Мы сочли необходимым воспроизвести в этом издании те рисунки из книг Кювье и Блэнвилля, на которые указывает сам Ковалевский и которые он считает нужными для понимания своих остеологических описаний. Автор заявляет, что он не дает подобных рисунков просто за недостатком средств (стр. 16). Кроме того, мы снабдили каждую из монографий списком цитируемых в ней литературных источников. Подписи к рисункам, как и все другие виды текстового материала, не принадлежащего автору, помещаются в квадратных скобках.

В приложении даем, кроме комментария, отрывок из статьи Т. Гексли, (T. H. Huxley, 1870), посвященный генеалогии лошади, нашу статью о Ковалевском и список его научных трудов. Ссылаясь на то или иное произведение Ковалевского, мы даем номер, под которым оно значится в этом списке.

В работе по подготовке этого тома очень деятельное и горячее участие принимал кандидат геологических наук Л. К. Га-

бyния, который перевел с французского монографию об анхитерии, а с английского — упомянутый отрывок из статьи Гексли. Л. К. Габуния много потрудился также над подготовкой текста и подбором рисунков. Кроме того он принимал деятельное участие в составлении примечаний.

Считаем приятным долгом отметить неизменно внимательное и заботливое отношение к нашей работе со стороны Института истории естествознания Академии Наук СССР. Существенную помощь предоставлением необходимых материалов нам оказали писатель С. Я. Штрайх и сотрудники библиотек Московского общества испытателей природы и Московского геологоразведочного института имени С. Орджоникидзе. Всем указанным учреждениям и лицам приносим нашу глубокую благодарность.

Л. Давиташвили



Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ

В. О. КОВАЛЕВСКИЙ, ЕГО НАУЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ И ЗНАЧЕНИЕ ЕГО ТРУДОВ ПО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ СЕМЕЙСТВА ЛОШАДИНЫХ

До Октябрьской революции русские читатели знали Владимира Онуфриевича Ковалевского, главным образом, как мужа знаменитого нашего математика Софьи Васильевны Ковалевской. Только немногим он был известен как выдающийся естествоиспытатель, палеонтолог-геолог. Более широкие читательские круги начали знакомиться с биографией и деятельностью этого русского ученого лишь после Октябрьской революции. Этому способствовали статьи и книги А. П. Павлова, М. В. Павловой, Н. Н. Яковлева, С. Я. Штрайха и особенно А. А. Борисяка, писавшего о Ковалевском в многочисленных статьях, а кроме того посвятившего жизнеописанию и обзору трудов его прекрасную книгу (1928), которую мы настоятельно рекомендуем вниманию всех желающих подробно познакомиться с биографией и научной деятельностью Ковалевского. Два года назад была опубликована наша книжка об основателе эволюционной палеонтологии (1946).

В этой статье мы ограничимся очень сжатым биографическим очерком и весьма краткими сведениями о палеонтологических и геологических работах Ковалевского.



ВЛАДИМИР ОНУФРИЕВИЧ
КОВАЛЕВСКИЙ
1869 г.

1. БИОГРАФИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Великий русский палеонтолог-дарвинист Владимир Онуфриевич Ковалевский родился в октябре 1842 г. в имении своего отца, мелкопоместного помещика Динабургского уезда, Витебской губернии. Двенадцати лет он был определен в Петербургское училище правоведения. В Петербурге в то же самое время жил и учился его старший брат Александр, впоследствии великий зоолог. Тесная дружба соединяла братьев до самой смерти Владимира. С шестнадцати лет Ковалевский прирабатывал переводами с европейских языков. В 1861 г. окончил Училище правоведения в Петербурге и выехал за границу. Жил в Гейдельберге, Париже, Ницце; более года прожил в Лондоне, занимаясь изучением юридических наук. В 1863 г. он вернулся в Петербург и с этого времени занимался переводами книг, преимущественно по естествознанию, и издательской деятельностью. Он издал много крупных трудов, учебников и популярных книг по физике, химии, астрономии, метеорологии, геологии, зоологии, сравнительной анатомии, гистологии, физиологии, ботанике, различным медицинским наукам, антропологии и социологии, истории и философии. В 1866 г. опубликовал книгу Герцена «Кто виноват?».

В 1866 г. Ковалевский отправился в Италию и принял участие в походе Гарибальди. В 1868 г. началась его дружба с Софьей Васильевной Корвин-Круковской, с которой 27 сентября того же года вступил в фиктивный брак для того, чтобы избавить ее от родительской опеки и дать ей возможность получить высшее образование. С апреля 1869 г. Ковалевский жил за границей, в разных городах Германии, в Париже, в Лондоне, а также в других пунктах Западной Европы, изучая естественные науки, главным образом, геологию и палеонтологию.

В Англии он посещал Ч. Дарвина, с которым вел переписку и ранее и который был по существу непосредственным учителем Ковалевского. 11 марта 1872 г. Ковалевский, сдав

экзамен при Иенском университете и защитив диссертацию на тему «Об *Anchitherium aurelianense* Cuv. и о палеонтологической истории лошади», получил степень доктора. В следующем году он опубликовал на эту же тему две работы, посвященные той же проблеме: одну—на французском, другую на русском языке. Эти замечательные монографии должны быть отнесены к числу ценнейших произведений классиков естествознания всех времен и всех народов. Почти одновременно с этими работами Ковалевский создал остальные свои труды по палеонтологической истории копытных, во всяком случае не менее гениальные (3—8).

В истории естественных наук трудно найти другой случай столь быстрого роста от молодого человека, выбирающего себе род деятельности, до величайшего корифея науки, новатора, перестроившего на новых началах крупную отрасль естествознания.

Впрочем, среди современников Ковалевского было немало замечательных русских ученых и мыслителей, в очень раннем, юношеском возрасте ставших выдающимися деятелями науки и литературы. Из таких людей здесь достаточно будет упомянуть И. И. Мечникова, А. О. Ковалевского, К. А. Тимирязева.

Ковалевский вышел из среды революционных демократов, материалистов-атеистов,— передовых людей 60-х годов. В ранней молодости Ковалевский был близок к кругам революционной интеллигенции. На него оказали влияние великий писатель и мыслитель Н. Г. Чернышевский, революционер, вплотную подошедший к диалектическому материализму, и знаменитый физиолог-материалист И. М. Сеченов. На формирование взглядов Ковалевского не могло не подействовать непосредственное общение с великим философом-материалистом и революционером—А. И. Герценом. Он встречался с Д. И. Писаревым и с другими представителями передовой русской интеллигенции.

Подобно многим своим современникам — деятелям русской культуры, Ковалевский рано усвоил материалистическое мировоззрение. Он стал страстным приверженцем и пропагандистом учения Дарвина.

Атеизм и материализм Ковалевского сказались, в частности, в подборе книг, которые он переводил, редактировал и издавал и среди которых видное место занимают произведения вульгарных материалистов-естествоиспытателей: Я. Молешотта (1822—1893), К. Фогта (1817—1895) и других.

Органические пороки вульгарного материализма А. Бюхнера, Я. Молешотта и К. Фогта — несомненны. Для этого течения характерно «плоско-материалистическое популяризаторство, материализм которого должен был возместить недостаток научности» (Ф. Энгельс, 1948, стр. 161). Об этих представителях немецкого вульгарного материализма Энгельс говорит (там же): «Можно было бы оставить их в покое, предоставив им заниматься своим, все же неплохим, хотя и узкоограниченным, делом — втолковывать немецкому филистеру атеизм и т. д., но 1) брань по адресу философии..., которая, несмотря ни на что, составляет славу Германии, и 2) претензия на применение естественно-научных теорий к обществу и на реформирование социализма — все это заставляет нас обратить на них внимание». Так или иначе, произведения «странствующих проповедников» естествознания — Фогта, Бюхнера и других — пользовались популярностью в России 60-х годов.

Ковалевский, так же как и некоторые другие передовые люди того времени — в частности, Д. И. Писарев и К. А. Тимирязев,— видел в этих популярных книжках невысокого научного качества средство борьбы против фидеизма, за естественно-исторический материализм.

Следует отметить, что Н. Г. Чернышевский был убежденным эволюционистом еще до выхода в свет «Происхождения видов» Дарвина. То же самое нужно сказать и об А. И. Герцене, который еще в 1845 г. писал об историческом

развитии организмов: «Прогресс животного — прогресс тела; его история — пластическое развитие органов от полипа до обезьяны, прогресс человека — прогресс содержания мысли, а не тела, тело дальше итти не может» (1940, стр. 222). Знаменательно также, что именно в России возникла единственная в мире додарвиновская школа трансформистов,— школа знаменитого профессора Московского университета К. Ф. Рулье, созданная им в эпоху жесточайшей реакции,— в последние годы царствования Николая I. В связи с этим интересно отметить, что вульгарный эволюционист Фогт, один из тех, которые, по словам Энгельса, взяли дарвинизм в аренду тотчас же по появлении этого учения, был до того времени убежденным противником идеи эволюции, защитником постоянства видов. Выдающиеся деятели русской культуры Герцен и Чернышевский, а также Сеченов, А. О. Ковалевский, К. А. Тимирязев и Мечников по мировоззрению и по научным достижениям стояли несравненно выше немецких вульгарных материалистов.

Общественно-политическая обстановка, которая сложилась в России в конце 50-х годов прошлого века, была особенно благоприятна для усиления материализма, а следовательно и дарвинизма.

А. О. Ковалевский сказал на VII съезде русских естествоиспытателей и врачей: «Теория Дарвина была с особым сочувствием принята у нас в России. Тогда как в Западной Европе она встретила твердо установленные старые традиции, которые ей пришлось первоначально побороть, у нас ее появление совпало с пробуждением нашего общества после Крымской войны, и она сразу получила право гражданства как в научном, так и общественном мире и до сих пор пользуется общим сочувствием».

Ковалевский, как и другие лучшие русские люди 60-х годов, принял дарвинизм с энтузиазмом, как долгожданное необходимое учение, безусловно соответствующее его атеистическим и материалистическим воззрениям.

Боевой материалистический дух, характерный для русской демократической интеллигенции 60-х годов, помог В. О. Ковалевскому понять Дарвина лучше, полнее, всестороннее, чем это было возможно для многих выдающихся биологов-эволюционистов Западной Европы и Америки. Такие крупные палеонтологи, как француз А. Годри и швейцарец Л. Рютимейер, не могли полностью перейти на позиции материалистического учения о развитии органического мира — дарвинизма. Более того, даже ближайший друг Дарвина, Т. Гексли, став убежденным дарвинистом, не сумел возвыситься до того глубокого понимания этого учения, которое характерно для Ковалевского.

Таким образом, не только у Дарвина учился Ковалевский: его учителями в передовой науке о развитии органического мира были великие русские революционные демократы,—выдающиеся ученые и философы-материалисты. Без них он не мог бы стать основателем эволюционной, дарвинистской палеонтологии.

В январе 1873 г. Ковалевский отправился в Одессу, чтобы сдать магистерские экзамены и защитить магистерскую диссертацию при Новороссийском (Одесском) университете. Однако профессор геологии И. Ф. Синцов, «благонамеренный» чиновник от науки, мелочный и завистливый человек с умеренными способностями, знавший о том, что Ковалевский дал резко отрицательный отзыв о его диссертационных работах, сумел провалить Ковалевского на экзамене по геологии и палеонтологии. Из остальных членов экзаменационной комиссии одни не могли защитить Ковалевского от придирок Синцова, так как были далеки от палеонтологии, а другие, из числа поощряемых правительством реакционных ученых, поддержали Синцова.

В апреле 1873 г. Ковалевский в подавленном состоянии уехал из Одессы. После этого он в короткое время довел до конца несколько классических работ по ископаемым копытным.

Фиктивный брак Ковалевских превратился в действительный, повидимому, в середине 1873 г.

В конце лета 1874 г. супруги вернулись в Россию, и этим закончился период интенсивной научной деятельности Ковалевского. 21 марта 1875 г. он защитил магистерскую диссертацию при Петербургском университете. Многотруден, однако, был путь передового ученого в царской России. Ковалевский же всей своей предыдущей деятельностью основательно скомпрометировал себя в глазах бдительного начальства. Поэтому все его старания устроиться в университете или в каком-нибудь научном учреждении были безуспешны. Таким образом, молодой новатор палеонтологии оказался лишенным возможности продолжать свои исследования. Под значительным давлением со стороны жены и ради нее он решил с н а ч а л а обеспечить семью (точнее Софью Васильевну) средствами существования, а з а т е м уже всецело предаться любимой науке — палеонтологии.

Итак, он вновь занялся переводами и изданием книг, а затем различными хозяйственно-коммерческими делами — постройкой домов, устройством бань и т. п. В 1876 г. он принимал самое деятельное участие в газете «Новое время», которую издавал А. С. Суворин. Когда Суворин стал придавать газете реакционное направление, ее покинули прогрессивные писатели, ушел из «Нового времени» и Ковалевский. Весной 1880 г. Ковалевский переехал в Москву и в мае этого года сделался директором фирмы «Общество русских фабрик минеральных масел Рагозина и К°». В декабре того же года он был избран штатным доцентом Московского университета. Преподавание в университете и поездки в Европу и Северную Америку, связанные с делами нефтяной фирмы, но дававшие Ковалевскому возможность посещать музеи и знакомиться с новыми коллекциями ископаемых, открывали, казалось бы, перспективу возвращения Ковалевского к научной деятельности. Однако Ковалевский был никуда не годный делец, правда



ВЛАДИМИР ОНУФРИЕВИЧ
КОВАЛЕВСКИЙ
1881 г.

очень энергичный, подвижной и сметливый, но не способный к холодному расчету, легко воспламенявшийся и увлекавшийся мечтами о воздушных замках. Дела нефтяной фирмы сильно ухудшились, ей угрожало банкротство, а Ковалевского, как директора, ожидала скамья подсудимых. Не найдя выхода из создавшегося положения, Ковалевский в ночь на 28 апреля 1883 г. совершил самоубийство.

Ковалевский опубликовал несколько классических работ по палеонтологии млекопитающих. Важнейшими его произведениями являются следующие монографии: 1) Sur l'*Anchitherium aurelianense* Cuv. et sur l'histoire paléontologique des chevaux.— Mém. Acad. Sci. St. Pétersb. (VII) XX, № 5, 1873; 2) Остеология *Anchitherium aurelianense* Cuv. как формы, выясняющей генеалогию типа лошади (*Equus*). Рассуждение для получения степени магистра по геологии и палеонтологии, Киев, 1873; 3) On the Osteology of the *Hyopotamidae*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, CLXIII, pp. 19—94, 1873; 4) Monographie der Gattung *Anthracotherium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Classification der fossilen Hufthiere. Palaeontographica XXII, Lief. 3—5, pp. 131—346, II Taf., 1873—1874; 5) Остеология двух ископаемых видов из группы копытных. Изв. Общ. любит. ест., антропол. и этн. XVI, вып. 1, стр. 1—59, 1875.

Г. Осборн и некоторые другие заграничные палеонтологи категорически утверждали, что все палеонтологические монографии Ковалевского были опубликованы исключительно на иностранных языках; это неверно. На русском языке Ковалевский издал свою бессмертную диссертацию об анхитерии,— произведение огромного научного значения, никогда не упоминаемое зарубежными палеонтологами. Вышедшие на немецком языке работы об энтелодоне и гелокусе представляют собой сокращенный перевод соответствующей русской монографии, в которой развиваются некоторые глубоко интересные, чрезвычайно важные теоретические положения, не затрагиваемые в статьях, опубликованных на немецком языке.

Таким образом, мы можем с полной уверенностью сказать, что ученые, не читающие по-русски, не имеют представления о богатом содержании двух классических палеонтологических работ Ковалевского.

Ковалевский известен как гениальный основатель эволюционной палеонтологии. Виднейшие зарубежные палеонтологи современности — бельгиец Л. Долло, американец Г. Ф. Осборн и австриец О. Абель — называют Ковалевского своим учителем, хотя ни один из этих ученых не знал его лично. Основная и притом великая заслуга Ковалевского заключается в том, что он был без сомнения главным продолжателем Дарвина в области палеонтологии и разработал дарвинистский метод изучения ископаемых организмов. Дарвин ставил палеонтологические исследования Владимира Ковалевского выше зоологических трудов его брата Александра, которые, как известно, Дарвин ценил очень высоко. Выдающийся палеобиолог-дарвинист Л. Долло утверждал, что с тех пор как появились работы Ковалевского, «палеонтологи никогда не обнаруживали такого точного знания детали, соединенного с такой широтой взглядов». В произведениях Ковалевского этот бельгийский ученый видел подлинный трактат о методе в палеонтологии.

Ковалевскому принадлежат непревзойденные исследования строения и исторического развития копытных. Он с изумительным мастерством выяснял приспособления всех изучаемых им костей, каждой детали строения, каждой косточки конечностей, филогенетические преобразования этих деталей, закономерности и условия этих изменений, зависимость этих изменений от образа жизни и от среды. Он воссоздавал вымерших животных в их естественной обстановке и показывал, как они изменялись в связи с изменениями области обитания, пищи и других экологических условий. Он устанавливал общие закономерности эволюции органического мира. Одним из наиболее широко известных его обобщений является закон

инадаптивной и адаптивной эволюции (закон В. Ковалевского).

Во всех своих исследованиях Ковалевский был последовательным дарвинистом и всегда исходил из материалистического понимания эволюции.

2. МЕСТО В. О. КОВАЛЕВСКОГО СРЕДИ ЭВОЛЮЦИОНИСТОВ — СОВРЕМЕННИКОВ ДАРВИНА

Всестороннее рассмотрение трудов Ковалевского не входит в задачу этой статьи. Попытка такого рода была предпринята нами в недавно опубликованной книжке (1946). Здесь мы постараемся дать лишь общую оценку его научной деятельности, останавливаясь преимущественно на мало освещенных ее сторонах, и несколько подробнее разберем вопросы, связанные с его работами по истории семейства лошадей.

Для понимания трудов Ковалевского чрезвычайно важно твердо усвоить, что как убежденный дарвинист он решительно отвергал всякие идеалистические, а также агностические толкования развития органического мира. Вопреки этому очевидному факту многие зарубежные естествоиспытатели-идеалисты пытались изобразить основателя новой палеонтологии человеком «неоламаркистского» лагеря, даже «предтечей» «неоламаркиста» Копа и приписывали ему склонность к принятию веры в «предопределенную» эволюцию. О лживости этих заявлений мы писали в нашей книжке о Ковалевском (1946, стр. 192—205). Это в корне неправильное представление о «неоламаркистских» или автогенетических тенденциях Ковалевского проникло, к сожалению, и в советскую литературу. Академик А. А. Борисяк утверждал, что у него «можно находить признаки того «ламаркизма», который приобрел такое широкое распространение среди палеонтологов в позднейшее время» (1926, стр. 14), и «так называемое ламаркистское направление в палеонтологии может видеть свои корни в трудах Ковалевского» (1928, стр. 126). «Ламаркистское учение, —

писал этот автор (там же, стр. 125), — встретило много сторонников среди видных палеонтологов, готовых признать, что ископаемые остатки дают материал для построения, именно, таких по одному «предопределенному» направлению развивавшихся ветвей. Близкого к этому воззрения придерживается и Осборн, отнюдь не считающий себя, однако, ламаркистом. Ковалевский чисто дарвинистически представляет себе изменчивость проявляющейся по всем возможным направлениям, «все возможности заполняющею кандидатами», но тем не менее, благодаря той поразительной чуткости, с какой он принимал ископаемую природу, им подмечались и такие отношения, которые позднее дали повод обособиться иным направлениям палеонтологической мысли. Так, наряду с чисто дарвиновским освещением общей картины, он отмечает — для копытных, которых он изучал,— «непреодолимую тягу к упрощению, редукции ступни» (там же, стр. 107),[1] которая ведет от формы к форме, пока не достигнет «кульминационного» типа, как бы завершающего ряд, развивавшийся, следовательно, в о в п о л н е о п р е д е л е н н о м н а п р а в л е н и и (подчеркнуто автором.— *Л. Д.*). Правда, осуществление каждого шага в этом направлении Ковалевский рисует в виде неопределенной изменчивости, среди которой отбором выделяется наиболее отвечающая данной стадии форма, но э т о п р е д с т а в л е н и е, с к о р е е т е о р е т и ч е с к о е, ч е м о с н о в а н н о е н а н е п о с р е д с т в е н н о м н а б л ю д е н и и, н е и з м е н я е т о б щ е й х а р а к т е р и с т и к и п р о ц е с с а к а к «н е п р е о д о л и м о й т я г и» (подчеркнуто нами. —*Л. Д.*). Для Ковалевского эта «тяга» является фигуральным выражением, но тем не менее в ней можно видеть зачатки того представления о предопределенности в развитии, которое мы встречаем у позднейших палеонтологов».

Из этой цитаты видно, что здесь идет речь не о прогрес-

[1] Ссылка на страницу цитируемой нами работы автора.

сивных элементах ламаркизма, а о том «неоламаркизме», глашатаями которого были многие реакционные палеонтологи и для которого особенно характерно признание предопределенности эволюционного развития, которое при этом мыслится как совершенно независимое от условий окружающей среды. Тщательные изыскания, произведенные нами во всех палеонтологических трудах Ковалевского, показали, что он нигде не говорит о «непреодолимой тяге»,— он везде рассматривает эволюционный процесс как дарвинист и материалист, не делая никаких уступок автогенетической «неоламаркистской» идее предопределенной эволюции. Любопытно, что в приведенных нами цитатах мнимые признаки «нового», «ламаркистского» направления ставятся Ковалевскому в заслугу и объясняются его «поразительной чуткостью». В другой работе того же автора эти воображаемые признаки приписываются «глубокой интуиции Ковалевского» (1928, стр. 197).

Совсем недавно это неправильное мнение о Ковалевском было поддержано зоологом-палеонтологом Д. М. Федотовым (1945, стр. 10), который в рецензии на одну из наших работ писал: «При справедливо высокой оценке работ В. О. Ковалевского и их значения для развития идей Дарвина в палеонтологии автор старается оградить его от упреков в ламаркизме, хотя элементы ламаркизма в работах Ковалевского имеются».

В трудах Ковалевского мы не нашли ни одного места, которое давало бы нам право говорить о его склонности к какой бы то ни было разновидности автогенеза или «неоламаркизма». Мы должны с удовлетворением отметить, что близкий сотрудник академика А. А. Борисяка профессор Б. Б. Родендорф признал наше отношение к мнимому «неоламаркизму» Ковалевского правильным. Он заявил, что мнение о Ковалевском как о «ламаркисте» «в действительности совершенно неверно» (1947, стр. 57). Весьма убедительные доказательства этого положения читатель найдет в воспроизводимых здесь сочинениях великого ученого.

Среди палеонтологов, особенно зарубежных, довольно широко распространено еще одно заблуждение относительно воззрений Ковалевского. Некоторые ученые полагают, что Ковалевский считал необходимым провести резкую границу между палеонтологией и геологией, отгородить первую от второй. Так, Родендорф пишет: «Для Ковалевского стали ясны основные задачи и пути палеонтологии: необходимость «биологизации» ее — превращения в важнейшую отрасль биологии — и вместе с тем низведение стратиграфической палеонтологии на второстепенное, чисто служебное место» (там же, стр. 56). Он не считает возможным согласиться с тем, что Ковалевский признавал необходимость неразрывной связи палеонтологических исследований с геологическими. По нашему же мнению, огромное, бессмертное значение научного подвига Ковалевского существенно зависело от того, что он изучал историю органического мира не как узкий специалист, а как естествоиспытатель, как палеонтолог, владеющий и биологическими, и геологическими методами исследования. Геологические исследования Ковалевского еще не получили должной оценки,— мы посвятим им один из разделов этой статьи. Одно, однако, ясно: они тесно связаны с его палеонтологическими интересами. Геологию пресноводных отложений третичной системы он изучал как палеонтолог,— это было необходимо для освещения вопроса о происхождении класса млекопитающих и различных его отрядов, в том числе и отрядов копытных. Мы знаем, как упорно изучал он проблему геологической синхронизации. О ней он многократно писал своему брату (см. Л. Давиташвили, 1946, стр. 120—125), ей он посвящает полные глубокого содержания страницы своей магистерской диссертации. Ковалевского никак нельзя причислить к полчищам «специалистов, различных истов и логов, размежевавших природу на мелкие участки и не желавших знать, что творится за пределами их узкой полосы» (К. А. Тимирязев, 1939, стр. 62).

В. О. Ковалевский, создавший эволюционную палеонтологию, был одним из виднейших эволюционистов, разрабатывавших вопросы дарвинизма, двигавших дарвинизм вперед, совершенствовавших это учение.

Можно поставить вопрос: какое же место занимал этот русский палеонтолог среди крупнейших дарвинистов — современников и непосредственных помощников Дарвина?

Чтобы в должной мере оценить эту сторону научной деятельности Ковалевского, следует, нам кажется, сравнить его в этом отношении с другими виднейшими дарвинистами-современниками Дарвина и главным образом с теми из них, которые, как и Ковалевский, изучали эволюцию и историю *животного мира*.

Из ботаников можно упомянуть двух крупных ученых, друзей Дарвина — англичанина Дж. Гукера и американца Аза Грей. Известно, однако, что ни один из них не был последовательным дарвинистом и материалистом. Крупнейшим теоретиком дарвинизма из числа ботаников, вступивших на научное поприще еще при Дарвине, был, без сомнения, К. А. Тимирязев. Его заслуги в утверждении и защите материалистического учения о развитии органического мира огромны. В этом отношении ему бесспорно принадлежит виднейшее место среди русских ученых, работавших до Великой Октябрьской революции, а среди зарубежных естествоиспытателей не было и нет ни одной фигуры, которую можно было бы сравнивать с этим великим бесстрашным борцом за передовую биологическую науку.

Обратимся теперь к ученым, работавшим в области зоологии и палеозоологии.

Последовательными материалистами и дарвинистами были И. М. Сеченов, А. О. Ковалевский и И. И. Мечников. С их именами неразрывно связаны многие величайшие достижения общей биологии. Эти ученые плодотворно разрабатывали вопросы эволюционной теории, и примечательно, что заслуги

их недооцениваются или даже замалчиваются в западноевропейской и американской литературе. Советские биологи немало поработали для восстановления приоритета открытий этих русских естествоиспытателей; но это только начало той большой работы, которую нам еще предстоит сделать. Здесь мы не ставим перед собой этой задачи. Однако еще более ценным надо признать тот вклад в дарвинизм, который был сделан Ковалевским: во всех своих научных трудах он выступает перед нами как биолог-теоретик, всесторонне изучающий развитие органического мира и гениально вскрывающий причины, условия и закономерности этого развития.

К числу наиболее известных естествоиспытателей-дарвинистов относятся знаменитый английский зоолог-палеонтолог Т. Гексли и выдающийся немецкий биолог Э. Геккель. Широким читательским массам знакомо также имя талантливого австрийского геолога-палеонтолога М. Неймайра. Однако Геккель и многие другие зарубежные эволюционисты-современники Ч. Дарвина, сделавшие немало в области разработки и распространения теории Дарвина, выдвигали и отстаивали некоторые неправильные положения, чуждые дарвинизму, или раздували те или иные неудачные, ошибочные мысли Дарвина. Тем самым эти естествоиспытатели в большей или меньшей степени ухудшали теорию Дарвина, извращая ее.

Неймайр не был зоологом, он изучал только ископаемых животных и притом исключительно беспозвоночных, а именно— моллюсков, которые на тогдашнем уровне науки представляли неблагодарный объект для изучения проблем эволюционной палеонтологии (Л. Давиташвили, 1946, стр. 135—137). Общепризнанный основатель эволюционной палеонтологии — Ковалевский, а не М. Неймайр, заслуги которого перед палеонтологической наукой, впрочем, очень велики.

Бессмертные палеонтологические труды А. П. Карпинского начали появляться лишь после смерти Дарвина и Ковалевского.

Т. Гексли изучал как современных, так и ископаемых животных, он дал множество ценных статей и монографий по палеонтологии, главным образом, позвоночных. Ему принадлежат палеонтологические работы, посвященные белемнитам, ракообразным, эвриптеридам (ракоскорпионам), древнейшим бесчелюстным рыбам, кистеперым рыбам, лабиринтодонтам, котилозаврам, черепахам, плезиозаврам, псевдозухиям, крокодилам, динозаврам различных групп, птерозаврам, ринхоцефалам, звероподобным рептилиям, птицам, сумчатым, неполнозубым, непарнопалым копытным, южноамериканским копытным, китообразным и гоминидам. При таких обстоятельствах нам представляется целесообразным сравнивать Ковалевского прежде всего с Т. Гексли. При этом мы имеем в виду, конечно, только одну сторону деятельности этих ученых — их работу по изучению проблем эволюционной теории.

Отношение естествоиспытателей к дарвинизму, как материалистическому учению о развитии организмов, в значительной мере или полностью предопределялось основами мировоззрения этих ученых.

С этой точки зрения важно, что Т. Гексли был агностиком и даже вождем агностицизма. Самый термин — агностицизм был придуман Т. Гексли (1889). Сущность агностицизма Т. Гексли была полностью вскрыта и исчерпывающе охарактеризована В. И. Лениным (Сочинения, том XIV, 1947, стр. 80, 194 и 195). Ленин говорит о Гексли, как об особенно крупном ученом, который в философии «соединял Юма и Беркли, но ударение переносил на материалистические элементы такой смеси». Гексли — «стыдливый материалист», не хотевший ни в каком случае признавать материализм, который он считал «метафизикой», незаконно идущей дальше «групп ощущений». «Философия Гексли,— говорит Ленин,— точно так же есть смесь юмизма и берклеанства, как и философия Маха. Но у Гексли берклеанские выпады — случайность, а агностицизм его есть фиговый листок материализма» (Ленин,

там же, стр. 195). Гексли «был недостаточно определенным и решительным материалистом» (Ленин, там же, стр. 80).

До опубликования «Происхождения видов» Гексли многократно и настойчиво высказывал мнения, несовместимые с дарвинизмом. По признанию самого Т. Гексли, вопрос о виде встал перед ним как серьезный вопрос науки лишь после 1850 г. Знаменательно, что даже в 1888 г. (см. Life and Letters of Charles Darwin, vol. III, pp. 187—190 и 195—197, а также Life and Letters of T. H. Huxley, vol. I, p. 167) он писал об этом периоде своей жизни: «Тогда мне казалось (как кажется и теперь), что «творение» в обычном смысле слова является вполне мыслимым. Я могу без труда мыслить, что в какой-то прошедший период нашей вселенной не было, и что она появилась в шесть дней (или, если угодно, внезапно) вследствие желания какого-то предвечного существа. Тогда, так же как и теперь, мне представляются лишенными разумного основания так называемые априорные доводы против теизма или, при наличии божества, против возможности творческих актов. Тогда, как и теперь, я не имел ни малейшего априорного возражения против рассказа о творении животных и растений, излагаемого в «Потерянном рае», где Мильтон так живо изобразил естественный смысл Бытия. Я очень далек от того, чтобы считать это неверным потому, что это невозможно».

Гексли требовал от креационистов хотя бы малейших доказательств того, что виды появились вследствие творческих актов.

Аналогичные требования он предъявлял, однако, и к эволюционистам в 1851—1858 гг. В начале 50-х годов он многократно вел споры по этому вопросу с Г. Спенсером, который был уже тогда эволюционистом. Гексли отвергал идею эволюции с точки зрения агностицизма. Вспоминая об этом много лет спустя, в конце 80-х годов, Гексли говорит: «Я исходил из двух основных положений. Во-первых, до того времени доказательства в пользу трансмутации были крайне незна-

чительны. Во-вторых, ни одно допущение, которое выдвигалось относительно причин предполагаемой трансмутации, никоим образом не было способно объяснить это явление. Озираясь назад на состояние знаний в те времена, я в самом деле не вижу оснований для какого-либо иного заключения» (Life and Letters of T. H. Huxley, vol. I, p. 168). Таким образом, до 1858 г. Гексли решительно отвергал эволюционную идею, что он объясняет своим агностицизмом.

В 1854 г. Гексли опубликовал статью о десятом издании анонимной книги «Следы творения», впервые вышедшей в 1844 г., в которой автор (Р. Чэмберс) развивал довольно примитивную концепцию развития органического мира в силу какого-то внутреннего жизненного импульса. Гексли жестоко раскритиковал «Следы творения», высмеял фактические ошибки, в них содержащиеся, не заметивши в этой книге никаких положительных качеств. А между тем в ней было ценное рациональное зерно — идея эволюции, которую Гексли отвергал во имя незапятнанного агностицизма.

Незадолго до опубликования «Происхождения видов» Гексли стал эволюционистом и страстным пропагандистом дарвинизма — «генеральным агентом» Дарвина.

В 1862 г. Т. Гексли подверг строгой критике старое примитивное представление о геологической одновременности и выдвинул на смену ему идею гомотаксиса, то есть одинакового порядка отложений. Критика устаревших и крайне несовершенных приемов синхронизации была вполне справедливой. Она призывала ученых обратить внимание на эту проблему. Однако крайние выводы Т. Гексли, отвергавшего объективное значение геологической периодизации, означали отказ от изучения истории органического мира, поскольку история немыслима без хронологии, хотя бы относительной.

Дарвин в одном из своих писем (10 мая 1862 г.) к Т. Гексли указывал ему на слабую сторону его рассуждений по этому

вопросу. Дарвин находит, что Гексли слишком увлекается своими идеями, и не разделяет мнения Гексли о невозможности общей для всего земного шара периодизации геологической истории. Нетрудно заметить, что чрезвычайно скептическая позиция Гексли в отношении геологической хронологии связана с его агностицизмом и напоминает агностическую позицию, которую он занимал в отношении эволюции до 1858 г. Что получилось бы, если бы все палеонтологи и геологи точно последовали совету Гексли — устанавливать только гомотаксис или сходство в порядке последовательности напластований? Историческая геология превратилась бы в магазин плохо систематизированных разрезов или хуже — в хаотическое нагромождение фактов. Однако сам Гексли не особенно строго исполнял выдвинутые им же требования.

Замечательно, что то понимание проблемы геологической синхронизации, которое мы находим в трудах и письмах Ковалевского, вполне совпадает с дарвиновским и в такой же мере расходится с мнением Т. Гексли. Мы, однако, не будем разбирать здесь подробности этого вопроса, так как они рассматриваются нами в других работах (1946, стр. 120—125). Развитие палеонтологической науки показало правильность его постановки у Дарвина и у Ковалевского.

В нашей научной литературе за последние годы появилось немало работ, освещающих вопрос об эволюционном прогрессе или, по терминологии академика А. Н. Северцова, ароморфозе. Гексли много раз высказывался по этому вопросу. Его взгляды мы рассмотрели в недавно опубликованной статье (1947). Здесь мы приведем лишь некоторые выводы, касающиеся того понимания прогресса, которое развивается в трудах Т. Гексли. Этот ученый очень резко преуменьшал значение прогрессивных изменений в истории органического мира. Он утверждал, что на протяжении всего доступного нам геологического времени в подавляющем большинстве групп животных и растений не произошло сколько-

нибудь заметного повышения организации. Это положение было выдвинуто Т. Гексли в противовес явно ложной концепции, согласно которой эволюцией управляет внутренняя, совершенно не зависящая от среды тенденция прогрессивного развития,— некий имманентный закон прогресса. Справедливо выступая против этой противонаучной идеи, Т. Гексли, однако, противопоставляет ей неверное представление об отсутствии прогресса в большинстве групп органического мира.

Надо заметить, что скептическое и даже отрицательное отношение Гексли к идее прогрессивной эволюции связано с его воззрениями, сложившимися еще до принятия им теории Дарвина.

Так, еще в 1854 г., в статье о десятом издании «Следов творения», которое он подверг беспощадному разгрому, Гексли особенно настойчиво выступал именно против идеи прогрессивного развития органического мира, против эволюционного прогресса, против «прогрессионистов». Он обрушивается на анонимного автора «Следов творения», которые, как известно, были написаны Р. Чэмберсом, очень типичным представителем этого направления.

Значительно позже Гексли писал по этому поводу: «Что касается «Следов», то признаюсь, что книга эта просто разозлила меня изумительным невежеством и совершенно ненаучным складом ума, обнаруживаемым ее автором. Если она имела на меня какое бы то ни было влияние, то она возбудила меня против эволюции». Далее Гексли говорит, что из всех написанных им рецензий только эта рецензия вызывала в нем угрызения совести из-за ненужного ожесточения, под влиянием которого она была написана (Life and Letters of T. H. Huxley, vol. I, p. 168).

Прогрессионисты верили в прогрессивное развитие органического мира. Они говорили, что виды органических существ испытывают трансмутацию от низшего к высшему, со-

вершающуюся автогенетически в силу какого-то имманентного закона, по непостижимым, таинственным причинам. Гексли решительно отвергал факты, которыми автор «Следов творения» пытался подкрепить эту идею. Палеонтология, по словам Гексли, не дает таких фактов (1854, стр. 7).

Обращаясь к истории мира растений, Гексли утверждает, что палеонтология не имеет никаких свидетельств в пользу того, что в этой истории когда-то был «век тайнобрачных» с флорой, состоявшей из грибов, водорослей и лишайников. Полная несостоятельность теории прогрессивного развития в применении к растениям явствует, по Гексли, из того, что папоротники карбона были будто бы гораздо более высоко организованными растениями, чем любые из нынешних представителей тех же групп. Таким образом, история тайнобрачных, по мнению Гексли, показывает, что в одних направлениях не замечается никакого прогресса, а в других можно установить даже явный упадок.

Затем Гексли обращается к фактам из истории животных и прежде всего пытается показать, что древнейшие из беспозвоночных вовсе не стояли ниже более новых и современных нам представителей соответствующих групп.

Далее он переходит к истории палеозойских рыб, в которой прогрессионисты, а за ними и автор «Следов творения», усматривают важнейшие доказательства своей теории. Здесь Гексли упоминает Л. Агассица, который полагал, что ганоидные и плакоидные рыбы девона представляют собою эмбриональные стадии костистых, или «более совершенных» рыб. Палеонтология рыб, по мнению Гексли, свидетельствует против прогрессионистов. Гексли не считает возможным довольствоваться скромным, по его выражению, предположением Ч. Ляйелля, что «рыбы вторичных (мезозойских.— *Л. Д.*) пластов столь же полно развиты в своей организации, как и ныне живущие», и добавляет: «Мы можем вполне основательно принять, что они были более высоко организованными».

Гексли вновь высказался по этому вопросу в своей известной речи «О персистентных формах животной жизни». Речь эта была произнесена 3 июля 1859 г., то есть незадолго до опубликования «Происхождения видов». Гексли возражал против широко распространенного мнения об огромном контрасте между древними органическими мирами и современным органическим миром. Беспристрастное изучение фактов, выясняемых палеонтологией, по мнению Гексли, показывает, что различия между ископаемыми и нынешними существами значительно преувеличиваются (1859). Он приводил некоторые соображения в пользу своей идеи изумительно небольшого «суммарного итога» изменений органического мира в течение геологической истории. Из двухсот отрядов растений, утверждал Гексли, нет ни одного окончательно вымершего. В мире животных нет ни одного полностью вымершего класса, и не более семи процентов всех известных отрядов состоит исключительно из вымерших форм. В этой же речи Гексли развивал мысль о персистентных или стойких типах, очень мало изменявшихся на протяжении геологического времени.

В своей речи, произнесенной на заседании Лондонского геологического общества 21 февраля 1862 г., Гексли возвращается к идее персистентных типов и старается подкрепить ее новыми фактами. Гексли вновь возражает против того представления, по которому хронологическая последовательность фаун и флор показывает всюду и везде прогресс, восхождение от низших форм к высшим, причем первые являются как бы эмбриональными по отношению ко вторым.

О незначительности суммарного итога эволюции Гексли настойчиво говорит и в «Объяснительном предисловии к каталогу палеонтологической коллекции в Музее практической геологии», опубликованном в 1865 г. Он приводит многочисленные факты, которые якобы свидетельствуют против прогресса, и заключает: «Существует ли закон прогрессивного развития или не существует, но известные нам палеонтологические

данные не оправдывают утверждения, будто бы имеются доказательства такого прогрессивного изменения» (T. Huxley, 1865).

В речи, произнесенной 18 февраля 1870 г., Гексли нисколько не смягчает своих выражений относительно суммарных изменений организмов в доступной нам геологической летописи. Наоборот, он высказывается в том же смысле еще решительнее. Согласно данным, накопившимся с 1862 г., можно, по его словам, говорить о персистентности лабиринтодонтов. Однако он считает теперь возможным ослабить ту суровость, с которой он в 1862 г. отнесся к учению о прогрессивном изменении. Это, впрочем, не касается ни беспозвоночных, ни низших позвоночных, к которым он тут причисляет почему-то и сумчатых млекопитающих (стр. 45).

Гексли был прав, когда он боролся против идеи имманентного закона прогрессивного развития, но он впадал в противоположную крайность — пришел к скептицизму в отношении развития от низшего к высшему.

К проблеме эволюционного прогресса он подходил примитивно и даже наивно. Ему казалось, что, размашисто критикуя прогрессионистов, он только отстаивает дарвинизм, борется против врагов теории Дарвина.

В письме Дарвину от 6 мая 1862 г. он писал о впечатлении, которое произвела на английское общество его речь от 21 февраля того же года. «Мне хочется,— писал он,— чтобы Вы вместе со мной посмеялись над мнением очень многих людей, будто бы моя речь была направлена непосредственно против Вас. Ведь дело в том, что — как они скоро сообразят — только Ваша гипотеза не опровергается фактами, так как одна из больших ее заслуг заключается в том, что, она допускает не только неограниченное стояние на месте, но и неограниченный регресс» (Life and Letters of T. H. Huxley, vol. I, p. 205).

Но это сообщение, повидимому, не развеселило Дарвина, который отнюдь не был склонен выкинуть идею эволюционного

прогресса из своей теории и понимал, что отрицание прогресса в развитии органического мира не способствует укреплению позиций дарвинизма. Об этом Дарвин говорил, в крайне деликатной форме, в своем письме к Гексли от 10 мая 1862 г. (?): «У меня нет ни достаточных знаний, ни самонадеянности, чтобы критиковать сказанное Вами... Мне кажется, что на весь этот предмет можно смотреть с различных точек зрения. Я могу прибавить лишь один ничтожный, небольшой специальный случай продвижения (прогрессивного развития — *Л. Д.*) у усоногих раков. У меня появляется подозрение, что если бы Вы постарались как следует, Вы сказали бы больше о противоположной стороне дела (т. е. относительно явлений прогрессивной эволюции.— *Л. Д.*)». Дарвин надеялся, что Гексли пересмотрит этот случай, как если бы он был «судьей в апелляционном суде». «Это очень важный вопрос,— говорил Дарвин. — Я ничего не могу возразить против Вашей позиции, но у меня есть «внутреннее сознание» (вот высоко философский стиль дискутирования!), что что-то можно было бы сказать против Вас, так как я надеюсь, что Вы не совсем так правы, как это кажется» (More letters of Charles Darwin, 2 vols., London, 1903).

Кстати сказать, идея эмбриональных типов, которую развивал Л. Агассиц, содержит некоторое рациональное зерно, которого Гексли не замечал. Л. Агассиц был реакционером в биологической науке. Его отсталые воззрения были объектом остроумной и в общем справедливой критики со стороны Т. Гексли. Но это не значит, что Агассиц был не способен давать ценные эмпирические обобщения. Дарвин писал в своем «Происхождении видов»: «Агассиц настаивает на том, что древние животные до некоторой степени сходны с зародышами современных животных тех же самых классов, или что геологическая последовательность вымерших форм в некоторой степени параллельна эмбриологическому развитию современных форм. Я не могу не согласиться с Пикте и Гексли в том, что

правильность этой доктрины далеко не доказана. И все-таки я вполне рассчитываю на то, что она будет впоследствии подтверждена, по меньшей мере, в отношении групп подчиненного значения, которые ответвлялись одна от другой в течение сравнительно недавних времен, ибо эта доктрина Агассица хорошо согласуется с теорией естественного отбора» (Darwin, 1861, стр. 367).

И действительно, противник теории эволюции, Л. Агассиц довольно близко подошел к принципу рекапитуляции, весьма важному элементу в дарвинистском понимании соотношения между онтогенезом и филогенезом.

Крайне любопытна связь между защищаемой Гексли идеей эволюционного развития без прогресса с ляйелевским пониманием действия геологических факторов. Энгельс говорит: «Недостаток ляйелевского взгляда — по крайней мере в его первоначальной форме — заключался в том, что он считал действующие на земле силы постоянными,— постоянными как по качеству, так и по количеству. Для него не существует охлаждения земли, земля не развивается в определенном направлении, она просто изменяется случайным, бессвязным образом» (Диалектика природы, 1948, стр. 11).

Защищаемая Гексли концепция эволюции есть в известной мере ляйелевский взгляд, перенесенный в область биологии. Это подтверждается словами самого Гексли, который в 1859 г. говорил: «Последовательные изменения, которым подвергались взгляды геологов, начиная от детского периода их науки, относительно степени и характера преобразований, испытываемых земной корой, вели в одном определенном направлении к утверждению того положения, что в течение огромного ряда веков, на протяжении которых совершалось отложение слоистых пород и которые могут быть названы «геологическим временем» (в отличие от последующего «исторического времени» и предшествующего «догеологического» времени), интенсивность и характер действовавших физических сил варьировали

лишь в узких пределах; таким образом, в силурийские или кембрийские времена аспект физической природы был во многом таким же, каков он теперь».

Однако господствующие в палеонтологии воззрения, по словам Гексли, никоим образом не гармонируют с этими тенденциями, существующими в физической геологии. Далее Гексли развивает знакомые нам уже соображения, которые имеют целью сблизить эволюционную теорию с ляйелевским униформизмом.

Это мнение Т. Гексли находится в достаточно резком противоречии с тем пониманием эволюционного прогресса, которое содержится в «Происхождении видов» и в других трудах Дарвина.

Ковалевский затрагивает этот вопрос в своих работах об ископаемых копытных, рассматривая его в духе учения Дарвина (Л. Давиташвили, 1946, стр. 119, 253—256, а также 1947, стр. 37).

Если Гексли огульно отрицал прогрессивное развитие рыб на протяжении доступного нам геологического времени, то В. О. Ковалевский говорил, в середине декабря 1870 г., лишь о том, что палеонтолог не может указать на совершенствование, прогресс, рыб и что это гораздо легче сделать в отношении млекопитающих (там же, 1946, стр. 119).

Если Гексли искал ответа лишь на простой вопрос, существует или не существует эволюционный прогресс в развитии органического мира, то Ковалевский, давая на этот вопрос положительный ответ, основанный на более правильном и более глубоком понимании палеонтологической истории, изучал признаки прогрессивного развития, закономерности в явлениях прогресса и отношение этих закономерностей к другим сторонам эволюционного процесса.

Так, Ковалевский был одним из первых ученых, подметивших закономерность ускорения в процессе органической эволюции, несомненно связанную с прогрессом. По его мнению,

темпы эволюции в силуре были еще очень низки, затем они повышаются и достигают максимума, у высоко организованных групп, в кайнозое. Об этом он писал 27 декабря 1871 г. (там же, 1946, стр. 140 и 141). «Начиная с третичной эпохи,— говорил он,— жизнь мчится на всех парах: с эоцена большие типы, целые семейства появляются и вымирают, и развиваются новые... времени, очевидно, прошло сравнительно немного, а перемена большая; наконец явился человек, совсем овладел миром, и дело пошло еще быстрее».

Ковалевский уделял немало внимания вопросу о темпах эволюции, связанному с его пониманием прогресса (там же, 1946, стр. 160). В своих палеонтологических монографиях он тщательно рассматривает явления эволюционного прогресса и отношения этих явлений к явлениям специализации (там же, стр. 253—256).

Прогрессивное развитие у Ковалевского связывается с большими переломами в истории животных, с переворотами,— революциями в органическом мире (там же, 1946, стр. 256—259).

В своей статье о границе юры и мела Ковалевский писал: «Каждая последующая фауна и флора показывает чрезвычайно ясно прогресс в высоте организации и приближение к тому развитию, которое характерно для третичной эпохи» (9, 1874, стр. 69). Какая глубокая разница между этим дарвинистским пониманием прогрессивного развития органического мира, вполне соответствующим диалектической концепции развития от низшего к высшему, и ляйелистской идеей длительного топтания на одном месте, которую в отношении живых существ столь энергично отстаивал Гексли!

Последующие достижения науки подтвердили дарвинистскую концепцию Ковалевского, а не идею Т. Гексли, довольно примитивную и упрощенную.

Установление филогенетических линий, родословных цепей с их звеньями — дело палеонтологов, не осуществимое на основе фактов лишь зоологии современных

животных. Т. Гексли, как палеонтолог-дарвинист, сделал очень много в этом направлении. Едва ли, однако, стоит сопоставлять эти достижения Гексли с доныне непревзойденными, гениальными филогенетическими исследованиями Ковалевского: огромное, подавляющее превосходство этих последних слишком очевидно. Филогенетические построения Гексли и его работы по эволюции различных групп животных давно отошли в область истории науки, а работы Ковалевского по генеалогии копытных и теперь ярко освещают путь исследованиям филогенеза организмов, давая изумительно тонко разработанный метод этих исследований. Ковалевский был первым из ученых, подробно изучавших не только ход филогенетических изменений организмов, но и условия и причины этих изменений. Ф. Гильгендорф и В. Вааген еще до Ковалевского пытались устанавливать родословные линии некоторых групп моллюсков. Но ни эти исследователи, ни М. Неймайр не пытались вскрыть функциональное значение этих изменений, их зависимость от отношений организма к среде и от изменений этих отношений. Это было сделано впервые Ковалевским, который тем самым подкреплял свои филогенетические выводы. Насколько нам известно, ни один из западноевропейских и американских палеонтологов до сих пор не достиг того мастерства, которое показывают филогенетические исследования Ковалевского.

Известно, что одним из крупных недостатков учения Дарвина было его неправильное отношение к вопросу о *скачках* в историческом развитии организмов. Дарвин некритически принимал положение: «природа не делает скачков». Он отрицал скачки в развитии растений и животных, но, развивая свою теорию, он изображал возникновение новых видов, как качественный скачок, подготовленный предшествующими ему постепенными изменениями. Недаром один из отъявленных антидарвинистов нашего времени, американский палеонтолог Г. Осборн, стоящий на позициях вульгарного эволюционизма, упрекал Дарвина в том, что он верил в прерывистую эволюцию

(об этом см. Давиташвили, 1940, стр. 187). Дарвин был беспомощен в вопросах философии, он не имел представления о диалектическом материализме и был далек от диалектической концепции взаимосвязи и взаимообусловленности скачков и постепенного изменения в едином процессе развития.

Гексли возражал против безоговорочного принятия Дарвином положения «Natura non facit saltum».

Об этом он сообщил Дарвину тотчас же по прочтении первого издания «Происхождения видов», 23 ноября 1859 г. (Life and Letters of T. H. Huxley, vol. I, p. 176). Несколько позже, в апреле 1860 г., он писал о скачках в том же духе в статье о «Происхождении видов» в «The Westminster Review» (Life and Letters of T. H. Huxley, vol. II, p. 372).

Такие замечания Гексли относительно скачков в историческом развитии организмов не могут не привлечь нашего внимания. Возникает вопрос: быть может, Гексли пришел к диалектическому пониманию связи между постепенным развитием и перерывами в филогенезе, или во всяком случае, был здесь ближе к истине, чем Дарвин? На этот вопрос, по нашему мнению, приходится дать отрицательный ответ. Скачки, допускаемые Гексли, очень мало похожи на скачки в диалектическом понимании этого слова.

Любопытно, что за несколько месяцев до появления «Происхождения видов», 25 июля 1859 г. Гексли писал Ч. Ляйелю, что «трансмутация может происходить без перехода». Если вид A дает начало виду B, то отсюда вовсе не следует, что расстояние, разделяющее эти формы, должно быть обязательно покрыто рядом промежуточных форм. «Наоборот,— говорит Гексли,— в истории анконских овец и в истории шестипалого мальтийского семейства, сообщаемой Реомюром, новая форма появляется, повидимому, сразу в полном совершенстве» (Life and Letters of T. H. Huxley, vol. I, p. 173). Только что приведенные примеры показывают, что здесь скачок в видообразовании сводится к появлению уклонения. Гексли думал,

что кажущееся внезапным появление уклонения и есть скачок в видообразовании. Ошибочность этой мысли очевидна. Нам кажется, что несколько поверхностное, недостаточно вдумчивое отношение Гексли к проблеме скачка в развитии организмов проглядывает в его письме, посланном реакционному генетику У. Бэтсону по поводу вышедшей в 1894 г. книги этого антидарвиниста «Материалы для изучения изменчивости». В этом письме, датированном 20 февраля 1894 г., Гексли говорил: «Вижу, что Вы склонны защищать возможность значительных «Saltus» (скачков) со стороны Госпожи Природы в ее вариациях. Я всегда держался того же мнения, к большому неудовольствию г. Дарвина, и мы частенько спорили с ним об этом». Если Гексли нашел в Бэтсоне единомышленника, то едва ли тут имелось в виду диалектическое понимание скачка, едва ли может быть речь о преодолении ошибки и непоследовательности Дарвина, который настаивал на совершенно непрерывной эволюции и в то же время всем ходом своих рассуждений вел к признанию скачков в развитии. Гексли, подобно некоторым мыслителям и естествоиспытателям предшествующих периодов и некоторым биологам последующих поколений, допускал скачки метафизического характера, совершающиеся без эволюционной подготовки. Едва ли такую концепцию можно считать прогрессом, а не регрессом, по сравнению с тем пониманием развития, не последовательным, но все-таки очень близким к диалектическому, которое мы находим у Дарвина.

Обращаясь к постановке вопроса о скачках в трудах Ковалевского, мы прежде всего должны признать, что у великого русского ученого, который, как Дарвин, не был знаком с философией диалектического материализма, нет четкого понимания разрывов в постепенном развитии.

Однако Ковалевскому принадлежит огромная заслуга в разработке вопроса о скачках в филогенезе организмов. Глубокий знаток дарвинизма, он был первым палеонтологом,

широко применившим это учение к исследованию органического мира прошлых времен.

Прослеживая историческое развитие ископаемых организмов, он убедительно показал, что образование нового вида означает закрепление отбором новых качеств, которые характерны для нового вида и отличают его от старого. Он установил, что все филогенетическое развитие в любой группе копытных (например, в семействе лошадей) происходило скачкообразно. Но этого мало. Ковалевский сделал открытие огромной важности: он установил, что в истории органического мира совершались великие перевороты, и показал, как именно они происходили. На основе фактов палеонтологии он выяснил, что эти перевороты не имеют ничего общего ни с революциями Кювье, ни со взрывами в понимании современных неокатастрофистов, и дал по существу диалектическое объяснение этих крупных событий.

Так, Ковалевский говорит «о колоссальном перевороте в животной жизни», вызванном появлением трав, главным образом — злаков (Л. Давиташвили, стр. 214). В другой работе он отмечает «большой перелом в истории копытных», связанный с эволюцией жвачных и лошадей (там же, стр. 257).

В своей работе об энтелодоне и гелокусе он рисует изумительную картину борьбы «нового со старым» и победу «нового» над «старым» в животном мире. Представителем «нового» среди лунчатозубых парнопалых был, по мнению Ковалевского, *Gelocus*. «Это маленькое существо,— говорит он (1875, 6, стр. 57), — представленное всего одною видовою формою, занимало, конечно, весьма мало выдающееся место в сравнении с крупными копытными, населявшими землю к концу эоцена. Куда ему было меряться с огромными аноплотериями, гиопотамами и антрактериями, на стороне которых были, повидимому, все шансы дальнейшего развития и преобладания на земле! Но, несмотря на это неравенство, результат выпал иначе, это

маленькое существо представляло задатки лучшей, выгоднейшей организации, в ней лежала новая идея более совершенного упрощения скелета, и, как ни невыгодно слагались, повидимому, для маленького существа шансы борьбы, несмотря на это, оно победило всех своих крупных и могучих современников и дало начало длинному ряду поколений... Из крупных же современников, в обществе которых *Gelocus* впервые появился на земле, не осталось больше ни одного; все они бесследно вымерли, не оставив потомства, только ископаемые остатки их говорят нам о их прежнем распространении».

О великом значении «зародыша лучшей, более выгодной организации» в небольших зверях, которые были предками ныне господствующих групп жвачных, Ковалевский говорит и в работе об антракотерии (стр. 112).

В то же время Ковалевский далек от примитивной мысли, что первая форма, несшая в себе зародыши нового, вытеснила все старые формы. Такая переходная форма, как *Gelocus*,— «бывает часто так мала, слаба и редко представлена, что сама она никак не могла выйти победительницей из борьбы со старыми формами... вся борьба со старыми, менее приспособленными организмами выпадает не на долю переходной формы, но на долю тех, еще более совершенных организмов, которые развились из нее или при ее посредстве» (1875, стр. 41).

Так объясняет Ковалевский большой перелом в истории копытных, совершившийся в миоцене.

Только что приведенные места из работ великого русского ученого содержат диалектическое понимание великих переворотов в развитии жизни. Нам кажется, что эти места могут служить примерами, иллюстрирующими общие положения диалектического материализма, сформулированные товарищем Сталиным: «Для диалектического метода важно прежде всего не то, что кажется в данный момент прочным, но начинает уже отмирать, а то, что возникает и развивается, если даже выглядит оно в данный момент непрочным, ибо для него

неодолимо только то, что возникает и развивается» (И. В. Сталин. Вопросы ленинизма, 11-е издание, 1947, стр. 537).

«В противоположность метафизике диалектика исходит из того, что предметам природы, явлениям природы свойственны внутренние противоречия, ибо все они имеют свою отрицательную и положительную сторону, свое прошлое и будущее, свое отживающее и развивающееся, что борьба этих противоположностей, борьба между старым и новым, между отмирающим и нарождающимся, между отживающим и развивающимся, составляет внутреннее содержание процесса развития, внутреннее содержание превращения количественных изменений в качественные» (там же, стр 539).

Таким образом, Ковалевский пришел к диалектическому пониманию революций в органическом мире. Он показал, что органическому миру свойственны внутренние противоречия, что борьба между новым и старым составляет внутреннее содержание этих революций. Этим он значительно обогатил дарвинизм, углубил первоначальную дарвиновскую концепцию филогенетического развития растений и животных.

В течение ряда десятилетий биологи без всякого основания утверждают, что начало изучению филогенетических изменений органов в связи с изменениями функций положил якобы немецкий ученый А. Дорн, в 1875 г. Тем самым было будто бы начато изучение взаимозависимости между изменениями органов и изменениями функций этих органов в филогенезе организмов. Это заблуждение происходит самым невероятным образом от недостаточного знакомства многих биологов с «Происхождением видов» и другими трудами Дарвина. Эту главу эволюционной области биологии открыл не кто иной как Дарвин в своих общеизвестных книгах (по этому поводу см., например, Л. Давиташвили, 1940, стр. 228—234). Т. Гексли не сделал в этой области ничего существенно нового.

Зато Ковалевский, развивая идею Дарвина, создал эпоху в изучении «способов перехода», филогенетических изменений строения и функций органов. Дарвин говорил об изменениях органов и функций преимущественно на основании гомологий (например, плавательный пузырь костистых рыб и легкое двоякодышащих рыб), в большинстве случаев не имея никаких данных о конкретном ходе филогенетических изменений органов. Для объяснения филогенеза китового уса у беззубых китов ему приходилось составлять представление о предках этих животных на основании очень грубого подобия, представляемого некоторыми птицами: египетским гусем, домашней уткой и широконоской. В то время был возможен только такой, далекий от точности способ освещения истории функций, потому что Дарвин, при тогдашнем уровне палеонтологических знаний, не располагал филогенетическими рядами, не имел сведений о действительных этапах развития каких бы то ни было организмов.

Более или менее надежное основание для суждения о реально осуществленных в филогенезе, а не о возможных, изменениях функций и органов давали Дарвину лишь случаи, показывающие начало и первые шаги таких изменений. И действительно, внимание Дарвина привлекали некоторые дятлы, строящие свои гнезда в норах по берегам рек, буревестник *Puffinuria berardi*, существенно отклонившийся по своему поведению и, соответственно по организации, от типичных буревестников, оляпка, которая, принадлежа к семейству дроздов, добывает свою пищу под водой, горные гуси и фрегаты, обладающие перепончатыми лапами, но не пользующиеся ими для плавания, гагары и лысухи, водные птицы, у которых, однако, пальцы только оторочены перепонкой, и многие другие животные, строение которых представляет черты приспособленности к прежнему образу жизни. Некоторые из таких организмов обнаруживают признаки начавшегося приспособления к новому поведению, к новым функциям (Дарвин, сочи-

нения, т. III, стр. 400, 401, а также 722 и 723). Но по таким материалам нельзя прослеживать филогенетических изменений функций и органов. Факты, подобные только что перечисленным, дают некоторое представление лишь о нынешнем состоянии организмов и о непосредственно предшествующей стадии их филогенеза.

Следующий, и при том очень важный шаг в этом деле был совершен Ковалевским. Тщательно прослеживая каждое доступное наблюдению изменение в филогенезе любого элемента скелета у ископаемых копытных, Ковалевский устанавливал связанное с этим изменение функций. При этом он подмечал самые тонкие, едва заметные изменения, которые не привлекли бы внимания обычного исследователя. В результате его понимание эволюции органов и функций несравненно глубже, богаче, реальнее, конкретнее, точнее, чем все, что могли сказать по этому вопросу А. Дорн, Н. Клейненберг, Л. Плате и другие неозоологи-морфологи. Здесь мы не будем повторять то, что было сказано по этому поводу в нашей книжке о Ковалевском (стр. 266—277). Отметим лишь то, что морфологи, которые судят о ходе эволюции на основании гомологий, часто в чудовищной степени упрощают и схематизируют действительный путь филогенетического развития. Ясно, например, что однопалая конечность развилась из многопалой, но как именно и через какие этапы шел в действительности филогенез, это можно установить лишь тщательным биологическим изучением достаточно обильного палеонтологического материала в связи с изучением истории среды биотической и абиотической. Ковалевский показал, что пути филогенеза обычно весьма сложны, извилисты, зигзаговидны. При этом возможны случаи даже некоторой ограниченной реверсии, которые, кстати, нисколько не противоречат правильно понимаемому закону необратимости. Так, например, у анхитерия, по Ковалевскому, метатарсальная кость третьего пальца получает фасетку cuneiforme II только вследствие слияния cuneiforme II и cuneiforme III.

После того, как занятие этой фасетки осуществилось, у гиппариона cuneiforme II и cuneiforme III вновь разделяются и сохраняются самостоятельными также у современных лошадей (1, стр. 27 и 28). Этот пример требует, конечно, пересмотра на основе новейших данных по эволюционной истории лошадей, но выражаемая им мысль, во всяком случае, сохранит свое большое принципиальное значение.

Таким образом, работы Ковалевского по рассматриваемому здесь вопросу не только опередили знаменитый «принцип смены функций» Дорна,— они продвинули изучение этого вопроса намного дальше против того, что было сделано Дарвином, а «принцип смены функций» был несомненно шагом назад по сравнению с дарвиновскими «способами перехода». Ковалевский показал ведущую роль функции в филогенетическом развитии формы. Любопытно, что даже превозносящие Дорна авторы (например, академик И. И. Шмальгаузен) не могут отрицать то, что в его книге, посвященной принципу смены функций, «чувствуется глубокое влияние идеализма» и что многие из приводимых Дорном примеров смены функций носят совершенно фантастический характер (И. И. Шмальгаузен, 1937, стр. 25, 66, 193—195). Большинство палеонтологических трудов Ковалевского было опубликовано раньше, чем упомянутая книжка Дорна. В истории биологии трудно найти более разительный случай игнорирования приоритета научного открытия. Ковалевский дал, помимо только что рассмотренных, и другие чрезвычайно ценные, плодотворные обобщения в области эволюционной теории, установил важные закономерности филогенеза организмов (закон Ковалевского, эволюционная радиация, «признаки роскоши» и другие). В трудах Т. Гексли мы не находим столь же важных обобщений, которые сохраняли бы значение для биологии наших дней. Все это мы отмечаем, конечно, не в умаление заслуг друга Дарвина, великого натуралиста, которому принадлежит огромная роль в биологии второй половины XIX в.

Основной вывод, к которому приводят нас изложенные в этом разделе соображения, заключается в том, что из всех зоологов и палеонтологов — современников Дарвина, разрабатывавших вопросы эволюционной теории, самым выдающимся дарвинистом-материалистом, самым крупным эволюционистом-теоретиком был Ковалевский: он не только правильно понял и усвоил теорию Дарвина, но и творчески разрабатывал, совершенствовал, дополнял и обогащал ее.

3. РАБОТА КОВАЛЕВСКОГО НАД МОНОГРАФИЯМИ ПО ФИЛОГЕНИИ СЕМЕЙСТВА ЛОШАДЕЙ

Уже в 1870 г. Ковалевский приступил к изучению ископаемых млекопитающих. Однако еще в конце мая 1871 г. он писал брату: «Все еще я не знаю, когда и какую самостоятельную работу я начну» (письмо от 28 мая). Тем не менее выбор направления своих ближайших работ он делает не позднее лета того же года: 9 августа он сообщал брату, что «теперь предался совсем палеонтологии позвоночных, преимущественно млекопитающих». Оказалось, что он принялся в Париже за ископаемых млекопитающих, и через месяц работы пришел к идее специального исследования, которую сразу же начал приводить в исполнение.

Вот как излагает Ковалевский эту идею в только что упомянутом письме к брату:

«Дело вот в чем: если ты помнишь, то фауна позвоночных млекопитающих древнейших слоев третичной формации начинается с лигнитов Суассона и с хищного *Arctocyon*'а; затем идут Корифодоны и Лофиодон и наконец в среднем эоцене фауна *Palaeotherium*'а, с которою так сказать началась палеонтология после работ Кювье. Одну из несколько аберрантных форм палеотериев Кювье назвал *Pal. aurelianense* (*Pal. d'Orleans*); после оказалось, что эта форма очень различна, и она

была отделена в особый род *Anchitherium*. Блэнвилль в своей Ostéographie описал ее, однако, под именем *Pal. hippoides*; описание, как и все его описания, никуда не годно, а для рисунков он имел слишком мало и слишком дурных обломков. Раскопки Ларте в Сансане дали между тем почти полное животное и так как оно оказывается промежуточным звеном между палеотериями и лошадью или гиппарионом, то интересу пропасть. Ларте умер во время осады, и Жерве согласился дать мне все собранное для описания.

Я надеюсь, что работа будет очень хорошая и нового пропасть или почти все».

Далее Ковалевский просит брата поговорить с академиком Ф. Ф. Брандтом, крупным зоологом-палеонтологом старого, чисто описательного направления, о возможности поместить монографию, когда она будет закончена, в «Записках» Петербургской Академии наук. «Он сумеет оценить важность работы,— писал Ковалевский,— скажи, что у меня есть совершенно полный скелет кроме двух костей carpus; есть две головы и полная dentition permanente и dentition de lait [зубы постоянные и зубы молочные] обеих челюстей, голова чисто *Palaeotherium*, ноги и кости членов — лошадь.

До сих пор об голове даже заметки в литературе не было, и я отчистил ее из глыбы камня. Ulna полная, хотя книзу сросшись с радиусом; fibula тоже полная, хотя и очень тонкая и сросшись в бóльшей части длины с tibia; carpus и tarsus совсем лошадь, metacarpus чистый палеотерий, фаланги пальцев опять лошадь или гиппарион, только боковые пальцы гораздо больше. Орбита не закрыта сзади и соединяется открыто с виском; носовые кости не сочленяются с межчелюстными, как у лошади; семь зубов в обеих челюстях и первый маленький praemolar очень велик в молочной dentition. Зубы изнашиваются в виде двух полулуний, так что есть возможность свести омниворный [всеядный] тип на лошадь... Еще— последний молочный зуб, как и у палеотерия, совсем не подражает последнему molaire,

а состоит из двух croissant [полулуний] и сменяется точно таким же».

Тут же Ковалевский сообщает брату о своем твердом намерении напечатать эту работу и добавляет, что «это будет очень хорошее начало».

Позже, в письме из Лондона от 25 октября 1871 г., он снова говорит брату относительно своей работы об анхитерии: «... как только приеду в Иену, засяду писать работу начисто; она выходит довольно большая, и я много надеюсь на нее. Для дарвиновой теории я убежден, что она сделается одним из столпов, потому что переход видов во времени от эоценового палеотерия до *Equus* будет доказан по всем мелочам, до фасеток carpus и tarsus, на которые я налег особенно сильно».

Исследования, связанные с монографией об анхитерии, были закончены в том же 1871 г., и 27 декабря Ковалевский писал брату из Иены:

«Работа эта, Саша, вышла совсем не ученическая, а очень основательная и большая; кроме того это единственный и до сих пор первый опыт такого несомненного приложения и проверки Descendenz; вся работа сравнительная и состоит в подробном сравнении четырех животных, из которых праотец в древней третичной формации *Palaeotherium medium,* прадед (мой анхитерий) в древней части средней третичной (миоцена); тут, я думаю, возможно допустить перерыв; животное стало совсем лошадью по костям, но удержало голову и зубы праотца; может быть, была форма, которая послужила на то, что животное, приобретя все члены лошади, изменило и зубы и голову, и мне кажется, что эта форма есть в Америке и называется *Merychippus mirabilis,*— это будет дед; отец есть гиппарион из новой части миоцена и, наконец, в плиоцене лошадь, но переход идет так удивительно, что я просто восхищаюсь; я перебрал и измерил все Gelenkflächen [суставные поверхности] особенно carpus и tarsus, и тут каждая Fläche [площадка] растет все в одном направлении, которое я называю палеотеро-

гиппоидным; все ведь дело в том, что средний палец растет и verdrängt два боковых; с этим вместе все Gelenke [сочленения] приспособляются только к движению в одном направлении — параллельном продольной оси, как у лошади, которая уже утратила все боковые движения; все это klappt vortrefflich [превосходно сходится] и изменение организации идет вместе с временем. Я и назову диссертацию «Монография *Anchiterium aurelianense* Cuv., опыт палеонтологической истории лошадиного рода».

Я убежден, что это станет одною из главных опор дарвинизма».

Из того же письма явствует, что Ковалевский уже в 1871 г. подметил зависимость филогенетического развития многих копытных, в том числе и лошадиных, от процесса распространения травянистой растительности, в которой видное место занимают злаки. По его мнению, трав не было до конца эоцена, к которому он, как известно, относил и весь олигоцен в нынешнем понимании этого последнего. Освоение травянистой растительностью открытых пространств имело огромное значение для эволюции многих млекопитающих. Вот что говорил об этом Ковалевский в дальнейших строках того же письма: «Когда трехпалые анхитерии пошли на большие сухие луга древнего миоцена, то нужны были ноги только для опоры на сухой, твердой, невязкой почве; пошло развитие лошади и преобладание одного пальца и приспособление Gebiss'a [зубов] к травоядению; формы палеотериев, оставшиеся всеядными и жившие на берегах топких рек, где пальцы нужны, чтобы не вязнуть, удержали свои пальцы; так тип палеотериев дал две ветви: — носороги,— лошади»... К вопросу о появлении покрытосеменных травянистых растений и о значении этого события для копытных он возвращается в письме к брату от 25 мая 1873 г. (Л. Давиташвили, 1946, стр. 157), а также в монографии об антракотерии, где он пишет: «Такое событие, как появление травы, должно было вызвать весьма сильные изменения в мире живот-

ных, так как всеобщее распространение этой пищи безусловно благоприятствовало развитию тех групп, которые вполне приспособились к ней» (Ковалевский, 5, стр. 276). Тут перед нами, по мнению Ковалевского, один из прекрасных примеров колоссальных переворотов в жизни животных, вызванных изменением внешних условий. Переворот этот охватил как непарнопалых, так и парнопалых копытных. Мы полагаем, что эта идея имеет большое значение для понимания развития органического мира материков. Знаменательно, что она подтверждается многочисленными данными современной палеоботаники; этот вопрос мы затрагиваем в других работах (1946, стр. 214 и 1947, стр. 317).

Ковалевский написал три работы, посвященные палеонтологической истории лошади: незаконченную монографию на французском языке, которая была опубликована в «Записках» Петербургской Академии наук (1), магистерскую диссертацию на русском языке (2) и диссертацию на немецком языке, которая была представлена в Иенский университет.

Первые две были опубликованы и воспроизводятся в этой книге.

Монография, посланная в Академию наук, была представлена конференции этой академии 14 мая 1872 г., о чем сообщил Ковалевскому непременный секретарь ее К. С. Веселовский своим письмом от 23 июля. Работа эта была доложена в академии 5 сентября того же года. Год выпуска в свет, указанный на титульном листе,— 1873. На второй странице титульного листа имеется надпись: «Напечатано по распоряжению Императорской Академии Наук. Ноябрь 1872. Непременный секретарь Веселовский».

Русская диссертационная работа была издана в Киеве в 1873 г. На второй странице титульного листа значится: «Дозволено цензурой. Киев 9 марта 1873 года».

Этот труд был написан неимоверно быстро. Правда, Ковалевский называл свою диссертацию «кратким извлечением»

из своей монографии, предназначавшейся для «Записок» Академии наук (и только частью там опубликованной), но сопоставление обеих работ покажет читателю, что «извлечение» было по существу совершенно новым произведением. Это — классическая работа, ничем не уступающая, кроме разве объема, ни одному из других научных трудов Ковалевского. Зарубежные почитатели и ученики основателя эволюционной палеонтологии много потеряли от того, что опубликованная на русском языке книжка об анхитерии оставалась для них неизвестной. К писанию ее он мог приступить только после приезда из-за границы в Киев, т. е. после 20 января, о чем свидетельствует датированное этим днем письмо, посланное им из Киева И. И. Мечникову, в Одессу. Из этого письма явствует, что тогда он только собирался писать диссертацию. Однако Ковалевский выехал из Киева в Одессу очень скоро: письмо от брата, помеченное 26 января, показывает, что 24 января Ковалевского в Киеве уже не было. 31 января он уже закончил сдачу некоторых, по его словам, «главных» экзаменов в Одесском университете (письмо брату от 1 февраля 1873 г.), и тут же начинается непрерывный ряд мучений, связанных с неудачными магистерскими экзаменами по геологии и палеонтологии. В таком состоянии Ковалевский пробыл в Одессе и Киеве приблизительно до середины апреля. А цензурная надпись на опубликованной диссертации датирована, как мы уже сказали, девятым марта старого стиля, т. е. 21 марта нового стиля! Когда же успел он написать свою работу? Точный ответ дать нелегко, но во всяком случае это было сделано чрезвычайно скоро, со свойственной Ковалевскому стремительностью,—по всей вероятности, после первых неудач на экзамене, но еще до окончательного провала.

Диссертационную работу, написанную по-немецки, Ковалевский защищал в Иенском университете 11 марта 1872 г. По сообщению академика А. А. Борисяка, она имела следующее заглавие: «Ueber das *Anchiterium aurelianense* Cuv. und

die palaeontologische Geschichte des Pferdes» («Об *Anchiterium aurelianense* Cuv. и палеонтологической истории лошади»). Она осталась неопубликованной. Работа эта представляла собою, очевидно, извлечение из начатой, но не оконченной монографии. К сожалению, мы не знаем ничего о судьбе этой рукописи.

Здесь мы считаем нужным сказать, что мы никак не можем согласиться с той оценкой исследований Ковалевского в области филогении лошадей, которая содержится в следующих словах академика А. А. Борисяка: «Всякий помнит еще с детства знакомые из популярных книжек родословные лошадей, хоботных и других в виде ряда соединенных линией точек, изображающих формы из последовательных слоев. Таковы были в свое время и те, на наш взгляд сейчас столь наивные (подчеркнуто нами.— *Л. Д.*), построения корифеев науки,— Гексли, Ковалевского и других, которые в то время, однако, как было сказано, делали эпоху в науке» (1940, стр. 33). Выражение «столь наивные» в применении к филогенетическим построениям Ковалевского представляется нам неуместным. В его филогенетических построениях имеются, конечно, неточности и частные недостатки, всецело зависящие от существовавшего в его время запаса фактических данных, но высокое совершенство метода Ковалевского, который всегда исходил из дарвинистского понимания дивергентной эволюции, полностью исключает возможность усматривать наивность во взглядах этого ученого. По тем же причинам мы отклоняем отнесение Ковалевского к тем «еще правоверным дарвинистам», которых «первые шаги, в свое время имевшие большое «агитационное» значение, по существу были неудачны» (там же, стр. 27), хотя для пояснения этой «неудачи» автор указывает на то, что филогенетические ряды (линии), построенные под влиянием новой теории, в большинстве оказались морфологическими (т. е. иллюстрирующими не генетические отношения организмов, а последовательные стадии приспособления какого-нибудь органа).

Труды Ковалевского, посвященные истории семейства *Equidae*, имели и имеют огромное значение для эволюционной палеонтологии.

В следующих словах объясняет он (2, стр. 34) необходимость тщательно изучать последовательные стадии развития каждой кости у всех членов палеотеро-гиппоидной цепи: «...если даже простое фактическое существование переходов между какими-либо формами, как факт важный для натуралиста, достойно описания даже и в том случае, если бы причина и цель этих переходов оставалась неизвестною для нас, то тем более извинительны подробности в таких случаях, где вся основная идея, вся цель переходных форм, лежит так ясно перед глазами, как в избранном мною случае. Всякая фасетка кости, раздельная линия, бугор etc. не важны сами по себе, но приобретают огромное значение, как только будет дознано и доказано, что все это — переходные стадии на пути данной формы к какой-либо точно определенной цели» (здесь стр. 195). Телеологическая форма изложения мыслей, характерная для работ В. О., не имеет никакого отношения к его воззрениям, и нас не должны смущать слова о «цели» развития. Здесь речь идет о филогенетическом процессе приспособления органов к определенным функциям.

Рассматривая строение представителей группы, которую он назвал палеотеро-гиппоидной линией и которая состоит из *Palaeotherium*, *Anchitherium*, *Hipparion* и *Equus*, он прослеживает филогенетические изменения в форме лопатки, плечевой кости, костей предплечья и костей соответствующих сегментов задней конечности. Он показывает, как изменяются эти кости при переходе от одного типа данного ряда к следующему, и связывает эти изменения с изменениями функций соответствующих костей. Представители древних форм рассматриваемой группы обладали способностью к боковым и вращательным движениям конечностей. «У лошади все боковые и вращательные движения ноги доводятся до minimum, и все дви-

жения ног совершаются почти исключительно в одном вертикальном направлении»(здесь стр. 180). С этим связаны многие существенные изменения и передних и задних ног. Далее описываются кости запястья, которые в процессе эволюции от *Palaeotherium* к *Equus* сильно изменяются в связи с усилением пальца III и редукцией боковых пальцев II и IV.

Семейство *Equidae* — необыкновенно важное с точки зрения эволюционной теории. Ископаемые представители его оказались самым благоприятным объектом для первых филогенетических исследований на конкретном палеонтологическом материале.

Самые ранние в палеонтологии позвоночных попытки построения «рядов форм», или «рядов предков», были сделаны в отношении именно этого семейства. Первый шаг в изучении филогении лошади был совершен Т. Гексли. В своей речи, произнесенной на заседании Геологического общества в Лондоне 18 февраля 1870 г., он (Huxley, 1870, стр. 68) излагает, на двух с половиной страницах, свои соображения о генеалогии лошади. Он намечает филогенетический ряд форм: *Plagiolophus* — *Anchitherium* — *Hipparion* — *Equus*. Этот первый беглый набросок филогении лошади был замечательным достижением для своего времени. Надо сказать, что Гексли проявляет здесь большую осторожность, которая выражается, в частности, в том, что он не настаивает на включении рода *Plagiolophus* в родословную лошади: это было бы, по его словам, рискованно. Он думает, однако, что лошадь и ее ближайшие родичи произошли от какого-то животного, подобного *Plagiolophus*.

Интересные, остроумные замечания Гексли о происхождении лошади имеют, конечно, большое значение, но их никак нельзя сравнивать с классическими монографиями об анхитерии, которые представляют собой следующий, второй по времени и гораздо более важный шаг в изучении этого вопроса. Первая из этих монографий была доложена в Петербургской

Академии наук 5 сентября 1872 г., через полтора года после речи Гексли. Мы воспроизводим весь тот раздел этой речи, где говорится об эволюции семейства лошадей (стр. 342—349), для того, чтобы читатель мог сопоставить все, сделанное по этому вопросу Т. Гексли, с трудами Ковалевского, посвященными палеонтологической истории *Equidae*. В составе родословного ряда русский ученый сделал лишь незначительное, на первый взгляд, изменение: первое звено *Plagiolophus* было заменено другой формой, *Palaeotherium medium*. Дело, однако, не только в количестве установленных звеньев цепи. Ковалевский и не претендовал на полноту своего ряда в этом смысле. Многие промежуточные формы, конечно, отсутствовали в изученной им серии типов «палеотеро-гиппоидной линии»[28]. Мало того, формы, включенные им в эту цепь, могли оказаться не принадлежащими к числу прямых предков лошади.

Сам Ковалевский признает, например, что, судя по строению зубов, переходные формы должны были существовать между *Anchitherium* и *Hipparion* (5, стр. 224). Было бы странно требовать от ученого 70-х годов XIX в. идеального построения точного филогенетического ряда, включающего все когда-либо существовавшие виды этого ряда.

Филогенетические построения постепенно становятся все более точными, все более близкими к этому идеалу. Кто требует абсолютной точности, кто не признает «конкретным» филогенетическим рядом построение, не гарантированное от пробелов и неточностей, тот, конечно, не сможет оценить по заслугам классическую работу Ковалевского по изучению филогенеза *Equidae*.

Однако не менее безжалостного приговора достойны в таком случае и все последующие опыты выяснения филогенетических отношений в семействе *Equidae*: ведь до наших дней одни схемы заменяются другими, и буквально каждый год приносит какие-нибудь новые данные относительно генеалогии лошади.

Филогенетические построения Ковалевского во многом устарели, и все же они имеют огромное значение для науки нашего времени.

4. О ГЕОЛОГИЧЕСКИХ РАБОТАХ В. О. КОВАЛЕВСКОГО

Ковалевский опубликовал только две работы преимущественно геологического содержания: о границе между юрой и мелом (9) и о пресноводных меловых отложениях (10). Надо признаться, что мы, советские палеонтологи и геологи, ученики и почитатели его, уделяли этим работам очень мало внимания. А между тем они несомненно заслуживают серьезного изучения не только потому, что принадлежат одному из крупнейших классиков естествознания, но и потому, что Ковалевский был выдающимся геологом. Да, именно так: как геолог он выделялся своими познаниями и своим мастерством среди геологов того времени — первой половины 70-х годов прошлого века.

Мы уже говорили о его работе, посвященной проблеме геологической синхронизации: он ее не закончил, а рукопись, к сожалению, не дошла до нас. Однако некоторое представление о его понимании этой проблемы дают его письма к брату, использованные в нашей книге о Ковалевском (1946), а также стратиграфическая часть диссертационной работы об анхитерии (см. там же, стр. 316—319). Здесь он дает не только схему стратиграфического подразделения миоцена, но и теоретические основы этого подразделения. «В приложении к третичным слоям,— говорит он (2, стр. 68),— изучение населения и притом преимущественно представителей класса млекопитающих дает нам в руки средство решать хронологические вопросы почти безусловно верно даже в случаях, когда изучение налегания не дает точных результатов. Причина, почему именно млекопитающие дают нам в руки подобное средство, зависит от того, что они представляют единственный класс животных, в котором мы можем с достаточною долею достоверности построить строгие родословные линии, а такие

родословные, давая нам всегда ряд несомненных предков и потомков, обыкновенно решают и вопрос о последовательности, потому что последние не могли существовать перед первыми». Эти соображения теперь можно распространить на многие другие группы также и других классов организмов, в связи с успехами филогенетического изучения этих групп. Несомненно, однако, что млекопитающие представляют собой наиболее благоприятную в этом отношении группу организмов, и разработку дарвинистских основ палеонтологического метода геологической хронологии надо было начать именно на этом материале. Выбор объекта исследований был, следовательно, удачным и с этой стороны. Не случайно остановился Ковалевский на ископаемых копытных, как на основном предмете своих исследований в области геологической хронологии, а среди копытных в первую очередь стал изучать семейство лошадиных. Здесь мы не имеем возможности долее останавливаться на планомерности и целеустремленности всех его работ; этот вопрос довольно подробно рассматривается в другом месте (1946, стр. 318).

Во многих отношениях чрезвычайно интересна и замечательна его работа о границе юры и мела (9), разбору которой уделено немало места в нашей книжке о Ковалевском (там же, стр. 292—306). Внимательный читатель увидит в авторе этой статьи не только крупного знатока стратиграфии мезозойских отложений, но и выдающегося геолога-новатора.

Прежде всего отметим, что Ковалевский бесспорно опередил австрийского геолога-палеонтолога М. Неймайра, которому обычно приписывается приоритет в области изучения зоогеографических и климатических зон морей юрского периода. Неймайр, однако, имел предшественников: мы имеем в виду замечательного русского естествоиспытателя-эволюциониста К. Ф. Рулье (1814—1858) и Ковалевского. Рулье еще в 1845 г. утверждал, что «с юрской формации начинается несомненно различие доисторического климата. В ней встречаются и жи-

вотные, представляющие частное различие по различию местности, и самые животные различно группируются, представляют различное сочетание и расположение в слоях. В этом обстоятельстве заключается главнейшая причина той трудности, которую представляет юрская формация. Недостаточно изучить ее в одной местности, а должно исследовать в различных, и часто почти невозможно указать решительно, который слой одной страны соответствует слою другой страны. Это последнее обстоятельство, справедливое вообще, справедливо в частности и относительно московской юрской формации» (1845, стр. 37 и 38). «Сравнивая типы англо-французский и германский с нашей формацией,— говорится далее в той же работе (стр. 44),— нельзя не заметить, что она отличается присутствием в большом множестве таких ископаемых, которые совершенно не найдены в остальной Европе... отсутствием многих ископаемых, свойственных европейским юрским формациям... особенным сочетанием в особенные группы и совершенно отличным расположением в ярусы... Отсюда очевидно, что юрские слои Московской котловины нельзя привести в соответственность или в параллель ни с одними европейскими слоями». Неймайр, очевидно, не знал этой работы Рулье, которая была опубликована только на русском языке. Иначе трудно объяснить, как мог он обойти ее молчанием: ведь в ней были совершенно четко выражены мысли, к которым австрийский исследователь пришел тремя десятками лет позже!

Надо полагать, что Неймайр не был знаком также и со статьей Ковалевского о границе юры и мела. О ней выдающийся русский геолог С. Н. Никитин писал (1886, стр. 13): «В этом исследовании, написанном при обстоятельном знакомстве с западноевропейской литературою по юре талантливым русским палеонтологом установляется самостоятельность трех юрских провинций (европейской, средиземноморской и русской) на основании всей тогда существовавшей литературы. Провинции эти были описаны и нанесены на приложенные к статье карты.

Конечно, работа эта теперь во многих отношениях устарела. Для нас важно только констатировать факт, что когда в 1876 году Неймайр явился со своей статьей о рязанской юре, имевшей целью установить самостоятельность русской юрской провинции, и доказывавшей существование келловея в России, вопросы эти были далеко не новостью для русских геологов... Ковалевский полагал, что в эпоху верхней юры три вышеуказанные юрские провинции были вполне между собою изолированы. Неймайр изображает нам теперь Европейскую Россию, с келловейской эпохи начиная, всю почти покрытою морем. Тем не менее в этом море он различает три зоогеографические и климатические зоны». Таким образом, статья Ковалевского в значительной мере предвосхищает выводы, к которым пришел, в отношении зоогеографических провинций верхней юры один из крупнейших специалистов по этой системе, М. Неймайр.

Еще более знаменательным представляется нам отношение Ковалевского к проблеме связи между хронологическим подразделением отложений и выяснением их фациальных особенностей.

До середины прошлого века геологи, занятые разработкой стратиграфических схем, мало внимания уделяли изменчивости фациального характера изучаемых ими пород. Интерес к этому вопросу значительно усилился к началу научной деятельности Ковалевского. Однако многие геологи на первых порах проявляли склонность к грубо упрощенному пониманию проблемы геологических фаций. Некоторые ученые полагали, что петрографические и палеонтологические признаки геологических фаций почти полностью зависят от глубины, на которой накоплялись соответствующие осадки. Кроме того, согласно мнению, которое тогда было широко распространено среди геологов, целые классы морских животных считались приуроченными к определенным глубинным зонам. Часто утверждали, что плеченогие — глубоководные животные, а пластинчатожаберные и брюхоногие моллюски — мелководные. Увлекаясь

подобными примитивными представлениями, геологи иногда выступали против дробного подразделения периодов и эпох. Воображая, что тем самым они очищают науку от заблуждений и двигают ее вперед, они в действительности тянули ее назад.

Ковалевский прекрасно понимал сущность ошибок своих товарищей по геологической науке и решительно восставал против упрощенного, вульгаризированного понимания значения фаций в стратиграфии.

«Надо сознаться,— говорил он (9, стр. 51),— что, несмотря на весь интерес, возбужденный вопросом о батиметрическом распространении организмов и о применении законов этого распространения к геологии, до сих пор сделано крайне мало, так мало, что мы почти не имеем еще возможности пользоваться полученными результатами для определения условий, при которых совершались многие геологические отложения. Между тем, судя по нескольким русским работам, которые мне случилось видеть, можно подумать, что вопрос о распространении организмов по глубине решен окончательно, и... рвение применять эти не существующие еще результаты дошло до того, что все этажи меловой формации оказались только батиметрическими фациэсами одного и того же моря».

Ковалевский показывает, что ходячее мнение о батиметрическом распространении донных моллюсков и плеченогих не подтверждается экологией современных обитателей морского дна. Тем грубее ошибка ученых, переносящих мнимые закономерности распределения этих групп на вымершие организмы. Такого ошибочного представления держался известный геолог Н. А. Головкинский, который в своей диссертации «О пермской формации в центральной части Камско-Волжского бассейна» (1869) посвящает особый раздел фаунам глубокого моря и мелководья. Здесь он, ссылаясь на работу Э. Зюсса о местообитаниях плеченогих, решительно утверждает, что «*Conchifera* (пластинчатожаберные) и *Gastropoda* суть преимущественно обитатели мелководья, а *Brachiopoda*, за исключением *Discina*,

Lingula, некоторых видов *Orthis* и *Terebratula*, живут только на значительных глубинах (глубже 100 м). В особенности род *Spirifer* и *Productus* указывают на глубину».

Подобное мнение высказывал также другой видный геолог, А. А. Иностранцев. В своей работе «Геологические исследования на севере России в 1869 и 1870 году» он руководствуется тем же пресловутым правилом о батиметрическом распределении плеченогих, с одной стороны, и пластинчатожаберных и брюхоногих моллюсков, с другой, применительно к еще более древним, каменноугольным отложениям изученной им территории (1872, стр. 305—316). Он утверждает, что в верхней части «горного известняка» преобладают плеченогие, а в нижней — брюхоногие и пластинчатожаберные. «Из существующих наблюдений над жизнью различных классов моллюсок,— говорит он (стр. 306),— следует, что брахиоподы характеризуют глубокое море, а *Gastropoda* и *Conchifera* — мелководье». Из этого он делает вывод, что «в верхнем горном известняке господствует фауна глубокого моря, тогда как в нижнем горном известняке — фауна мелководья».

Аналогичные соображения в отношении меловых отложений развивал И. Ф. Синцов, которого мы уже упоминали в первом разделе этой статьи (стр. 263). Он, по словам Ковалевского (9, стр. 69), пришел к заключению, что «в России меловая формация не допускает тех делений, как в Западной Европе, а представляет одновременное образование, причем различие отложений зависит только от глубины». Ковалевский решительно возражает против такого отказа от подразделения меловой системы, преподносимого как последнее слово науки. Эта критика позиций Синцова в некоторой степени касается и Головкинского. Он в уже упомянутой работе о пермской формации выступает против «дробной параллелизации формаций, которая, как кажется, только запутывает дело исторической геологии» (1869, стр. 405). Отвергая притязания «горячих параллелизаторов», Головкинский имеет в виду пермские

отложения Восточнорусской впадины, которые, при тогдашнем уровне геологических и палеонтологических знаний, действительно было трудно подразделить на горизонты более чем местного значения. Но Головкинский несомненно склонен к мысли, что «новая» геология, учитывающая фациальный характер отложений, должна занять скептическую позицию по отношению к дробной параллелизации.

Перенесение этого подхода в область стратиграфии меловой системы должно было привести к грубому искажению истины. В рукописи статьи о границе юры и мела Ковалевский делает несколько резких замечаний по адресу Синцова, не попавших в опубликованный текст этой статьи. По словам Ковалевского, Синцов «находится в печальном заблуждении, что он заявляет новый взгляд на меловую формацию... Взгляды же или выводы, к которым пришел г-н Синцов, до такой степени ложны, что их невозможно оставить без замечания. Интересен, право, прогресс, с которым подобные взгляды благодаря отсутствию критики растут и развиваются на нашей почве. Шесть лет тому назад профессор Головкинский в своей работе о пермской формации в России сделал весьма справедливое замечание, что необходимо, изучая фауну слоев, обратить внимание на то, прибрежная ли это фауна, или глубоководная, и что весьма вероятно многие слои, принимаемые за последовательные отложения, окажутся синхроничными. Ученик профессора Головкинского (Синцов) par excès de zèle [по избытку усердия] применил это справедливое замечание с таким рвением, что вся меловая формация оказывается у него одновременным отложением, различие фауны которой зависит только от глубины; тут поневоле встает геологическим призраком вопрос: что же скажут ученики г-на Синцова?»

Эти строки, изобличающие не только Синцова, но и Головкинского, были выброшены из статьи. Возможно, что они были вычеркнуты Ковалевским по совету брата, во избежание обострения отношений с Головкинским. Эта предосторожность

едва ли, однако, достигла цели. Можно предполагать, что статья о границе юры и мела вызвала недовольство не только со стороны Головкинского, но и со стороны А. А. Иностранцева, который не мог не видеть, что статья эта по существу направлена и против его теоретических позиций, против основных положений его большой работы о геологическом строении севера России. Позже он должен был убедиться в справедливости этой критики и в том, что Ковалевский владеет геологией гораздо лучше и глубже, чем он. Думаем, что Иностранцев не простил этого Ковалевскому. Иначе мы не можем понять его ответ на просьбу, с которой обратился к нему Ковалевский в 1883 г., незадолго до своей трагической смерти. В отчаянном положении, хватаясь за соломинку, Ковалевский просил его принять в качестве докторской диссертации «Пресноводные отложения мелового периода». Иностранцев ответил до неприличия кратко и не без развязности: «Исследования над пресноводным меловым образованием Франции, по моему мнению, не могут быть принятыми как докторская диссертация, относительно которой *я имею право* предъявить более значительные требования, а в особенности для русского доктора геологии» (подчеркнуто нами.—Л. Д). Форма этого грубого и голословного отказа, быть может, соответствует истинным побуждениям его автора: ответ Иностранцева выражен так, как если бы речь шла не о его обязанности отвергнуть неудовлетворительную диссертацию, а о его праве помешать Ковалевскому защитить ее (об этом периоде в жизни Ковалевского см. в нашей книге, 1946, стр. 360).

Еще одно обстоятельство свидетельствует о том, что Ковалевский опередил своих современников в области *геологической* мысли. Года через три после выхода в свет его работы о границе юры и мела талантливый русский геолог-палеонтолог и убежденный дарвинист, С. Н. Никитин, тогда еще молодой ученый, опубликовал статью о геологическом строении Воробьевых гор (1877), где он определенно следовал

тому «новому» направлению в геологии, типичными выразителями которого были, как мы видели, Головкинский, Иностранцев и Синцов. Эти «новые» идеи Никитин применил к стратиграфии юрских отложений Средней России. Он утверждал, что «три хорошовских слоя во всяком случае теряют свое значение как три геологические эпохи, следовавшие одна за другой в средней России. Мы безусловно должны признать, что во время отложения трех юрских слоев продолжался только один геологический период, в течение которого, однако, органический мир представлял явственные различия под влиянием различных внешних условий. Таковыми могли быть прежде всего меньшая и бо́льшая глубина моря в связи с осадками: в первом случае — преимущественно песка, а во втором — различных видов глин и известняка с формами органической жизни, их характеризующими, и со смешанным характером животной жизни в промежуточных местностях» (стр. 7). Далее он подчеркивает, что «подобный взгляд на вторичные подразделения геологических формаций становится все более и более господствующим среди геологов», и в подтверждение этого ссылается на знакомые нам труды Головкинского и Иностранцева. По его мнению, Иностранцев, опираясь на в высшей степени точные данные, «пришел к тому же результату, а именно к выводу, что оба отдела русского горного известняка отложились одновременно и представляют собою следствие бо́льших или меньших глубин моря». Впоследствии Никитин отказался от этого ошибочного взгляда (1881, стр. 208).

Все это показывает, что Ковалевский был новатором и в геологии,— в области методов стратиграфии и учения о геологических фациях.

Этот вывод подтверждается разбором его более крупной геологической работы, посвященной пресноводным меловым отложениям Франции. Этим исследованием он бесспорно опередил французских геологов. Оно было неразрывно связано с изучением истории млекопитающих. Некоторые сведения

об этой работе читатель найдет в нашей книжке о Ковалевском (стр. 305—316).

Все научные труды Ковалевского, палеонтологические и геологические, преследуют одну цель — познание развития органического мира в связи с изменениями, происходившими в среде.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

Борисяк А. А. Из истории палеонтологии (идея эволюции). 1926.

Борисяк А. А. В. О. Ковалевский, его жизнь и научные труды. 1928.

Борисяк А. А. Палеонтология и дарвинизм. Журн. общ. биол., т. I, № 1, стр. 25—36. 1940.

Герцен А. И. Избранные философские сочинения (Публичные чтения г-на профессора Рулье, стр. 219—226). 1940.

Головкинский Н. А. О пермской формации в центральной части Камско-Волжского бассейна. Материалы для геологии России, т. I, стр. 273—418. 1869.

Давиташвили Л. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. 1940.

Давиташвили Л. В. О. Ковалевский. 1946.

Давиташвили Л. Эволюционный прогресс и палеонтологическая история органического мира. Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. геол., т. XXII (5), стр. 23—49. 1947.

Дорн А. Происхождение позвоночных и принцип смены функций. Пер. с нем. М.— Л., 1937.

Иностранцев А. А. Геологические исследования на севере России в 1869 и 1870 году. Труды Петербургского об-ва ест., т. 3, стр. 165—339. 1872.

Ленин В. И. Сочинения, 4-е изд., т. XIV, 1947.

Лысенко Т. Д. Доклад о положении в биологической науке. Стенографический отчет сессии Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина 31 июля — 7 августа 1948 г., М., 1948.

Никитин С. Н. Юрские образования между Рыбинском, Мологою и Мышкиным. Материалы для геологии России, т. X, 1881; стр. 199—331. 1881.

Никитин С. Н. Географическое распространение юрских осадков в России. Горный журнал, № 10. 1886.

Презент И. И. Советский творческий дарвинизм. Агробиология, № 6, стр. 3—29, 1947.

Родендорф Б. Б.— Давиташвили Л. Ш. «В. О. Ковалевский». Советская книга, № 2, стр. 54—58. 1947.

Рулье К. Ф. О животных Московской губернии. Речь, произнесенная в Московском университете. 1845.

Сталин И. В. Вопросы ленинизма, 11-е изд., 1947.

Тимирязев К. А. Сочинения, т. VII. 1939.

Федотов Д. М. — Давиташвили Л. Ш. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. Палеонт. обозрение, № 5, 1945.

Шмальгаузен И. И. Антон Дорн и его роль в развитии эволюционной морфологии (в книге Дорна ,,Происхождение позвоночных и принцип смены функций'', 1937, стр. 7—78) и примечания (в той же книге, стр. 191—195), 1937.

Darwin C. On the origin of species. 3 rd ed., 1861.

Huxley T. H. Vestiges of the natural history of creation, tenth edition. London, 1853. The British and foreign medico-chirurgical review, v. XIII, pp. 425—439. 1854.

Huxley T. H. On the persistent types of animal life. Proc. Roy. Inst. of Great Britain, III, pp. 151—153. 1859.

Huxley T. H. Anniversary address to the Geological Society. 1862. Quart. Jour. Geol. Soc., XVIII, pp. XL—LIV. 1862.

Huxley T. H. Explanatory preface to the catalogue of the Palaeontological Collection in the Museum of practical geology. 1865.

Huxley T. H. Anniversary address to Geological Society, 1870. Quart. Jour. Geol. Soc., XXVI, pp. 29—64. 1870.

Huxley T. H. Agnosticism. Nineteenth Centuru, February, 1889.

Nikitin S. Die Sperlingsberge (Worobiewi Gori) als Jurassiche Gegend Bull. Soc. nat. Moscou, 1877.

ПРИМЕЧАНИЯ

1. Лаборатория Сравнительной Анатомии Музея (Laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum) — Лаборатория Сравнительной Анатомии Парижского Музея Естественной Истории (Muséum d'histoire naturelle de Paris).

В тексте Ковалевский часто говорит о «Лаборатории Сравнительной Анатомии» или просто о «Музее». В обоих случаях подразумевается Музей Естественной Истории в Париже.

Иногда Ковалевский упоминает о Ботаническом Саде (Jardin des plantes). Это — другое название того же Парижского Музея Естественной Истории, основанного еще при Людовике XIII и называвшегося тогда Королевским Садом Лечебных Трав (Jardin royal des herbes médicinales).

2. Сансан (Sansans) — деревня в департаменте Жерс (Gers) на юго-востоке Франции, на правом берегу реки Жерс. В районе Сансана развиты пресноводные отложения Арманьяка (la formation lacustre de l'Armagnac), относящиеся к среднему и верхнему миоцену. В нижнем отделе этой формации были найдены многочисленные остатки млекопитающих, изученные впервые Ларте.

3. Блэнвилль, А. (Blainville, Henri Ducrotay de, 1777—1850). Французский зоолог и палеонтолог.

4. Анхитерий (*Anchitherium* Meyer) — см. прим. 28.

5. Галерея Палеонтологии — Галерея Палеонтологии Парижского Института Естественной Истории.

6. Жерве, Франсуа Луи Поль (Gervais, François Louis Paul, 1816—1879). Французский зоолог и палеонтолог.

7. Годри, Альберт (Gaudry, Albert, 1827—1908). Французский палеон-

толог. Основатель Палеонтологической Галереи «Jardin des plantes» в Париже. Был в дружеских отношениях с Ковалевским.

8. Пикерми (Pikermi) — деревня близ Афин, в Греции. В районе Пикерми развиты континентальные отложения верхнемиоценового (по мнению некоторых авторов, нижнеплиоценового возраста), содержащие богатейшее местонахождение млекопитающих. Фауна Пикерми была впервые монографически описана А. Годри.

9. Кюкюрон (Cucuron) — селение в провинции Воклюз на юго-западе Франции. В районе Кюкюрона развиты континентальные отложения верхнемиоценового возраста.

10. Палеотерий (*Palaeotherium* Cuvier) — см. прим. 28.

11. Гиппарион (*Hipparion* Christol) — см. прим. 28.

12. Мильн-Эдвардс, Альфонс (Milne-Edwards, Alphonse, 1835—1900). Французский палеонтолог и зоолог. Директор Парижского Музея Естественной Истории.

13. Аллье (l'Allier) — провинция во Франции. Расположена на границе Парижского бассейна и Центрального массива. Третичные породы, развитые в Аллье, представлены озерными отложениями миоценовой и плиоценовой эпох.

14. Монтабюзар (Montabusard) — местность близ Орлеана, во Франции. В Монтабюзаре развиты пресноводные известняки миоценового возраста, в которых и были найдены впервые остатки анхитерия.

15. Гипс. Речь идет о гипсоносных отложениях Монмартра (близ Парижа), содержащих знаменитые местонахождения верхнеэоценовых млекопитающих, описанных впервые Кювье. Бо̀льшая часть видов палеотериев, выделенных Кювье, происходит из монмартрских гипсоносных отложений.

16. Мейер, Герман, фон (Meyer, Hermann von, 1801—1869), немецкий палеонтолог.

17. Георгенсгмюнд (Georgensgmünd) — местность в Баварии. В Георгенсгмюнде развиты мергели среднемиоценового возраста, содержащие остатки анхитерия.

18. Кристоль, Жюль де (Christol, Jules de). Французский палеонтолог. Профессор естественной истории в Дижоне.

19. Ларте, Эдуард Аман (Lartet, Edouard Amand, 1801—1871). Французский палеонтолог и археолог. Исследователь фауны Сансана.

20. Ботанический сад (Jardin des plantes). Парижский Музей Естественной Истории (см. прим. 1).

21. Лорийяр, Шарль Леопольд (Laurillard, Charles Léopold, 1783—1853). Французский палеонтолог, ассистент Кювье.

22. Фраас, Оскар (Fraas, Oskar, 1824—1897). Немецкий палеонтолог.

23. Лейди, Джозеф (Leidy, Joseph, 1823—1891). Американский палеонтолог. Основоположник палеонтологии позвоночных в Северной Америке.

24. Дицинодонты — звероподобные пресмыкающиеся, относящиеся к отряду *Therapsida*. Появляются в середине перми, исчезают в триасе. Распространены в Южной Африке, в СССР и Шотландии. Дицинодонты, как предполагают, были болотными травоядными животными.

25. Отряд сумчатых (*Marsupialia*). Первые представители его появляются в верхнем мелу. Ковалевский имеет в виду, вероятно, представителей семейства *Diprotodontidae*, найденных в плейстоценовых отложениях Австралии.

26. Веллингтон-Вэлли (Wellington Valley) — местность в юго-восточной части Австралии.

27. Палеотеро-гиппоидная серия.

Палеотеро-гиппоидной серией В. О. Ковалевский называет ряд представителей *Equoidea*, следующих друг за другом во времени и связанных между собой, по его мнению, прямым родством. Сюда он относит: *Palaeotherium*, *Anchitherium*, *Hipparion* и *Equus*.

Однако, как указывает сам Ковалевский, не следует думать, что он считал палеотерия непосредственным предком анхитерия, анхитерия — непосредственным предком гиппариона и т. д. Свою палеотеро-гиппоидную серию он не рассматривал как нечто законченное, не нуждающееся в дополнении и уточнении. Подобного упрощенного подхода к вопросу мы у него не видим. Ковалевский признает, например, что переходные формы должны были существовать как между *Anchitherium* и *Hipparion*, так и между *Hipparion* и *Equus*.

Обильный палеонтологический материал, накопившийся уже после Ковалевского, главным образом, в Северной Америке, позволил дополнить и уточнить намеченную им филогенетическую схему лошадиных.

Общее представление о развитии основного ствола *Equoidea* в Северной Америке дает приводимая Симпсоном* (1944) схема (рис. 66). Из этой схемы видно, что предок лошадей, *Hyracotherium*, был распространен как в Сев. Америке, так и в Старом Свете. Однако, впоследствии, хиракотерий в Старом Свете дает начало боковой ветви *Equoidea* — палеотериям, а в Северной Америке — главной линии развития лошадей. Что касается

---

* S i m p s o n G. G. Tempo and Mode in Evolution, 1944 (недавно опубликован русский перевод: Дж. Симпсон. Темпы и формы эволюции, М., 1948).

других четырех родов, встречающихся в Старом Свете, то они представлены в виде форм, мигрировавших из Северной Америки. *Anchitherium*, *Hypohippus* и *Hipparion* рассматриваются также как формы, отклоняющиеся от основного ствола.

Иную схему филогенеза *Equoidea* предлагал Абель* (1928), по мнению которого с нижнего плиоцена развитие основного ствола лошадиных происходило в Европе. Абель считал гиппариона прямым предком лошади.

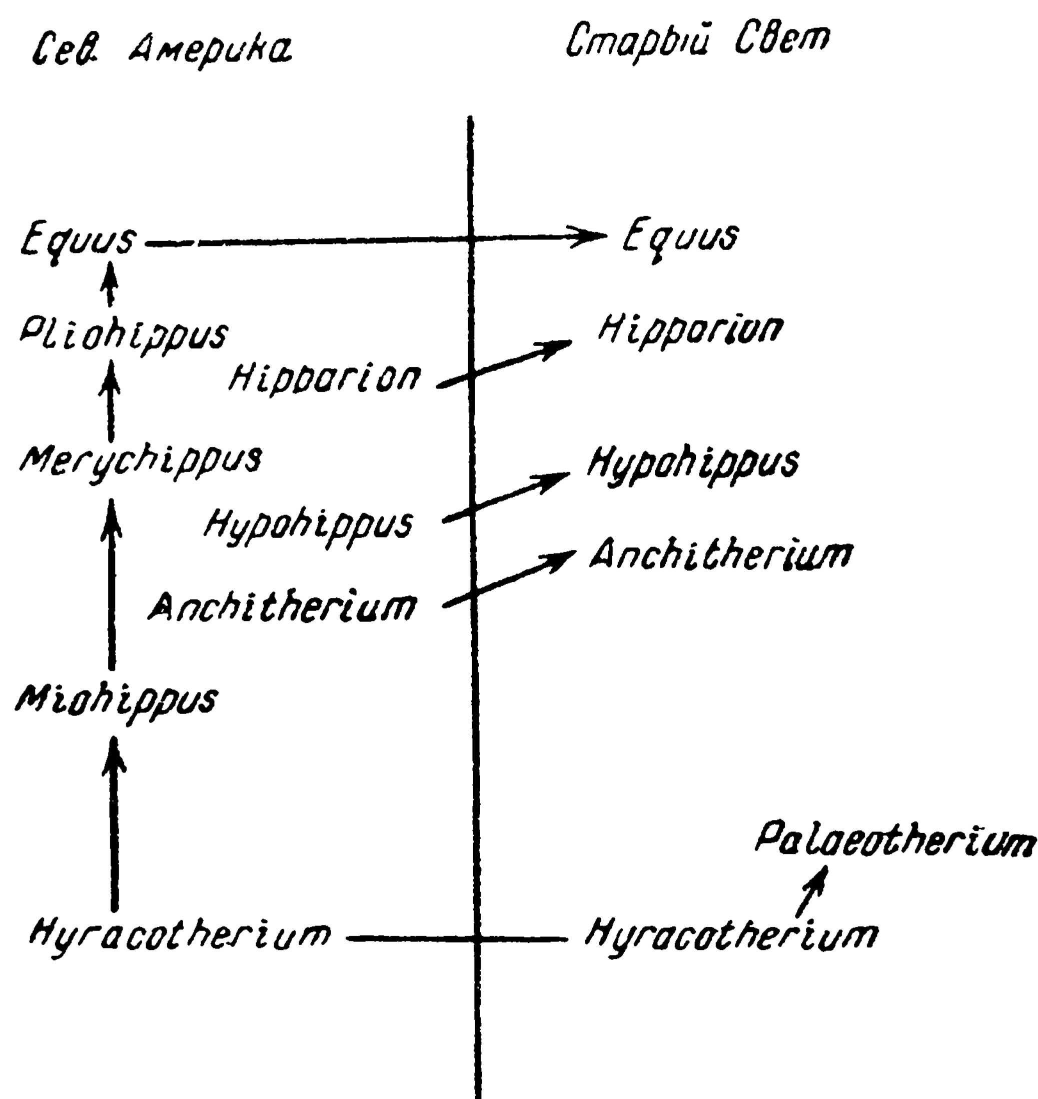


Рис. 66. Филогенетическая схема семейства лошадиных по Симпсону.

Академик А. А. Борисяк** в статье «Палеонтология и дарвинизм» (1940), учитывая построение Абеля, построил новую филогенетическую схему (рис. 67). Однако главным стержнем схемы Борисяка является уже американский ряд форм. На этой схеме *Equoidea* представлены в виде последовательных пучков ветвей; формы, филогенетически очень далекие одна от другой, представлены в виде наиболее отклоняющихся от основ-

* Abel O. Paläobiologie und Stammesgeschichte, 1929.

** Борисяк, А. А. Палеонтология и дарвинизм. Журнал общей биологии, № 1, 1940.

ного ствола ветвей. Таковыми являются, по Борисяку, палеотерий, анхитерий, гиппарион. Свою схему Борисяк приводит в качестве примера линии, которая «при более углубленном изучении входивших в нее форм, расстраивается: формы расходятся в стороны, оказываются принадлежащими боковым ветвям».

От этих общих схем перейдем к несколько более подробному рассмотрению современного состояния изученности палеонтологической истории *Equoidea*.

В основании филогенетического ряда лошадей ставят, обычно, *Hyracotherium*, открытого в 1841 г. Ричардом Оуэном. Форма эта, как известно, была знакома Ковалевскому и поэтому может возникнуть вопрос: почему этот ныне всеми признанный предок лошадей не нашел себе места в эволюционном ряде Ковалевского? Неужели столь проницательный исследователь, как Ковалевский, не усмотрел генетической связи между *Hyracotherium* и представителями лошадиных? Но тут дело обстоит иначе. Прежде всего, следует отметить, что *Hyracotherium* представляет собой очень примитивную форму. Действительно, характеризуется он наличием

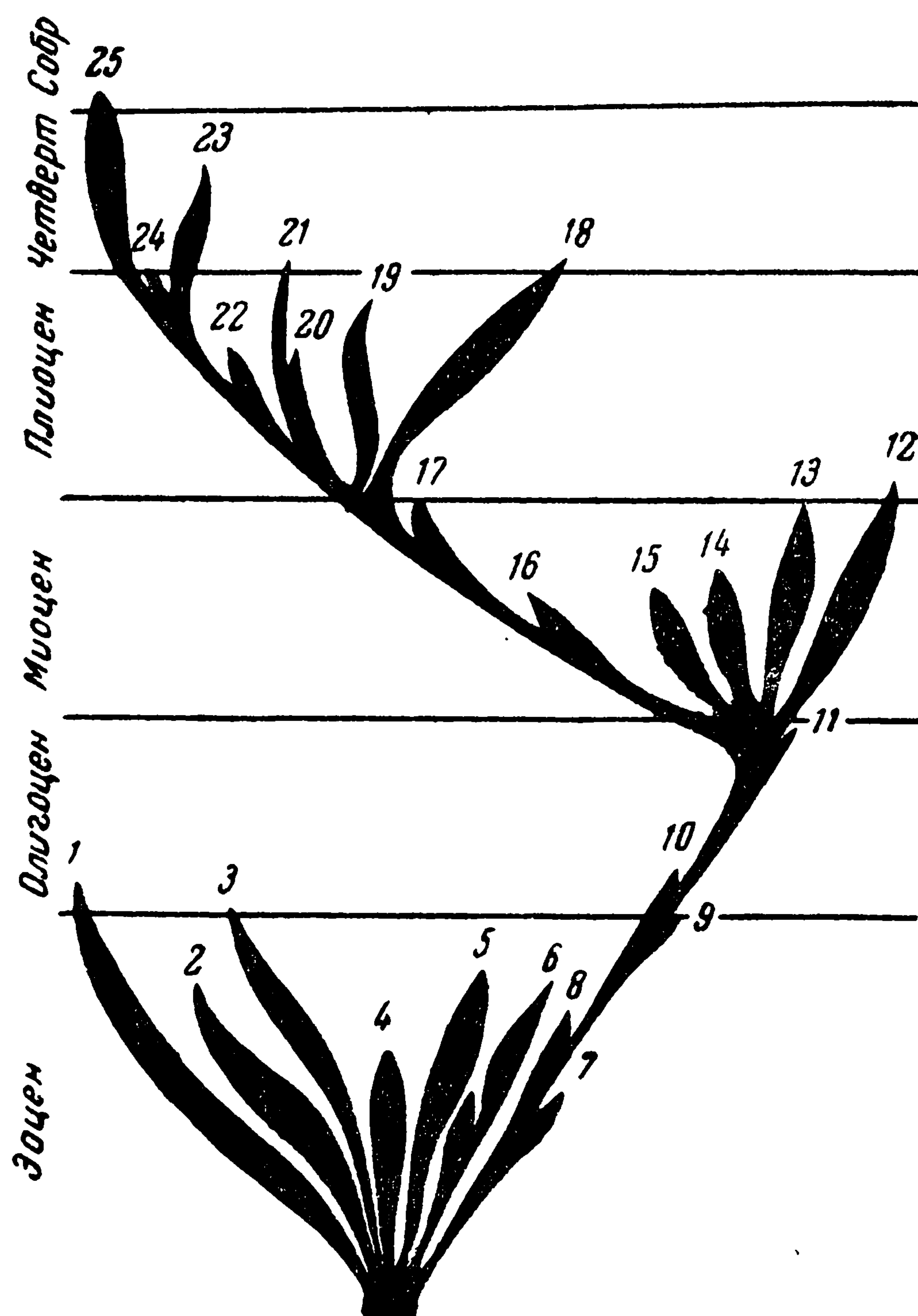


Рис. 67. Филогенетическая схема лошадиных по А. А. Борисяку:

1 — *Palaeotherium*, 2 — *Anchilophus*, 3 — *Plagiolophus*, 4 — *Propaleotherium*, 5 — *Lophiotherium*, 6 — *Pachynolophus*, 7 — *Eohippus*, 8 — *Orohippus*, 9 — *Epihippus*, 10 — *Mesohippus*, 11 — *Miohippus*, 12 — *Anchitherium*, 13 — *Hypohippus*, 14 — *Archaeohippus*, 15 — *Kalobatippus*, 16 — *Parahippus*, 17 — *Merychippus*, 18 — *Hipparion*, 19 — *Protohippus*, 20 — *Neohipparion*, 21 — *Neohippus*, 22 — *Pliohippus*, 23 — *Hippidium*, 24 — *Plesippus*, 25 — *Equus*

бунодонтных зубов; предкоренные зубы у него имеют треугольную форму; череп обнаруживает ряд примитивных черт. Во всяком случае, нет сомнения, что хиракотерий имеет многие признаки, общие с предком всех непарнокопытных. Если добавить к этому, что остатки *Hyracotherium* весьма неполны (конечности не были найдены), то становится понятным, почему Ковалевский не уделил должного внимания этому роду. Однако даже беглое, повидимому, ознакомление с черепом *Hyracotherium* позволило Ковалевскому прийти к правильному, в основном, выводу. В примечании к своей работе (см. здесь стр. 50) Ковалевский критикует Пикте, относящего *Hyracotherium* к парнопалым, и высказывается за сближение этого рода с лофиодонтами (сближение, но не отнесение к ним!), которые представляют собой группу древнейших непарнокопытных, похожих на тапиров. С другой стороны, следует отметить, что положение *Hyracotherium* в системе непарнокопытных (как предка лошадей) стало ясным лишь после того, как была открыта очень близкая ему форма, *Eohippus*, в Новом Свете (1880), а последняя посредством ряда промежуточных родов связана с трехпалыми лошадьми более поздних эпох.

Таким образом, в нижнем эоцене Англии появляется род *Hyracotherium*, с которого ныне ученые начинают палеонтологическую историю лошадей. На протяжении почти всего третичного периода лошадиные прошли исключительно интересный и сложный путь эволюции, выразившийся в важных последовательных изменениях в строении организма — в особенности, конечностей и зубов, связанных со все более и более совершенным приспособлением к определенным условиям окружающей среды.

Наиболее примитивные формы: *Hyracotherium*, *Eohippus*, *Orohippus*, *Epihippus* составляют группу четырехпалых лошадей.

О *Hyracotherium* уже было сказано.

Eohippus найден в нижнеэоценовых отложениях Северной Америки. Эта форма очень близка к *Hyracotherium*. Слабое отличие заметно лишь в строении зубов. На коренных зубах *Eohippus* более ясно выражено начало образования лофов (гребней, появляющихся в результате слияния бугорков). Последний предкоренной начинает уподобляться коренным. На передней ноге это животное имеет четыре полно развитых пальца, на задней — три пальца и рудименты первого и пятого пальцев. Скелет *Eohippus* был открыт Ж. Л. Уортманом в 1880 г. и описан Копом в 1885 г.

В среднем эоцене Северной Америки в 1906 г. Вальтером Грейнджером был найден потомок *Eohippus* — *Orohippus*. Форма эта утратила на задней ноге грифельные косточки — остатки первого и пятого пальцев. Однако на передней ноге все еще сохраняются четыре функционирующих пальца. Гребни на коренных выражены чуть резче. Последний предкоренной зуб уподобляется коренным.

Из верхнего эоцена Северной Америки известен род *Epihippus*, у представителей которого на передней ноге также четыре пальца, а на задней — три, но средний палец передней ноги становится шире боковых. Происходит моляризация третьего и четвертого предкоренных.

В верхнем эоцене Старого Света богато представлено семейство палеотериев, образующих боковую ветвь эквоидей. По Абелю (1929), палеотериям, этой боковой ветви эквоидей, дал начало нижне-эоценовый *Hyracotherium*. При этом некоторых представителей этого семейства (*Pachynolophus*) он рассматривает как прямых потомков *Hyracotherium*. Что касается основного ствола лошадиных, то он, по мнению Абеля, берет начало свое от *Eohippus*. Следует отметить, что общим предком *Hyracotherium* и *Eohippus* Абелю представляется животное типа *Hyopsodus markmani* Abel et Cook (1929), примитивного копытного из отряда *Condylarthra*, жившего в нижнем эоцене в Северной Америке. Характерным представителем семейства является *Palaeotherium*, описанный впервые в 1804 г. Кювье. Число пальцев у этого животного было сокращено до трех как на передней ноге, так и на задней. В процессе развития этого рода щечные зубы становятся в значительной степени лофодонтными, а предкоренные уподобляются коренным. Палеотерии в своем эволюционном развитии сравнительно скоро достигают крупных размеров (*Palaeotherium magnum*, Cuv.) и приобретают черты специализированного строения, каковыми являются лофодонтные коренные, моляризация предкоренных и сильное утонение боковых метаподиев, наблюдаемое у одной формы. К началу олигоцена палеотерии вымерли. Различных представителей этой эоценовой боковой ветви эквоидей Гилл объединил в семейство *Palaeotheriidae* (1872).

Как известно, *Palaeotherium*, в частности, *Palaeotherium medium* Cuv., является первым членом палеотеро-гиппоидной серии, т. е., по мнению Ковалевского, прямым предком современных лошадей. То, что Ковалевский пришел к подобному выводу, вполне объяснимо. Во-первых, дело в том, что наиболее древними эквоидеями, остатки которых были найдены в Европе, являлись палеотерии. Во-вторых, изученные позже американские формы, способствовавшие выяснению истории лошадиных, во времена Ковалевского почти совсем не были известны. Не была в достаточной мере изучена и вся группа палеотериев в целом, что мешало составить об этом сравнительно быстро эволюирующем и также быстро вымершем семействе правильное общее представление. Естественно, что при таких обстоятельствах в поисках предка лошадей Ковалевский остановился на наиболее специализированном среди палеотериев — *Palaeotherium medium*, которого и поместил в начале своего палеотеро-гиппоидного ряда.

В олигоцене Северной Америки появляются первые трехпалые лошади, *Mesohippus*, которые рассматриваются как прямые потомки *Epihippus*. Наружный палец передней ноги у этой формы исчез. Метаподии трех остающихся пальцев гораздо длиннее, чем у эоценовых типов. Средний палец значительно шире боковых. Щечные зубы оставались еще низкокоронковыми, но все предкоренные, за исключением первого, уподобились коренным. На верхнем коренном зубе появился W-образный эктолоф (гребень, образованный в результате слияния двух наружных бугорков); но бугорки, которыми были образованы поперечные лофы, сохраняли свою самостоятельность. На нижних коренных зубах развились два полулунных гребня с явственным двойным бугорком (метаконидом и метастилидом) у места их соединения.

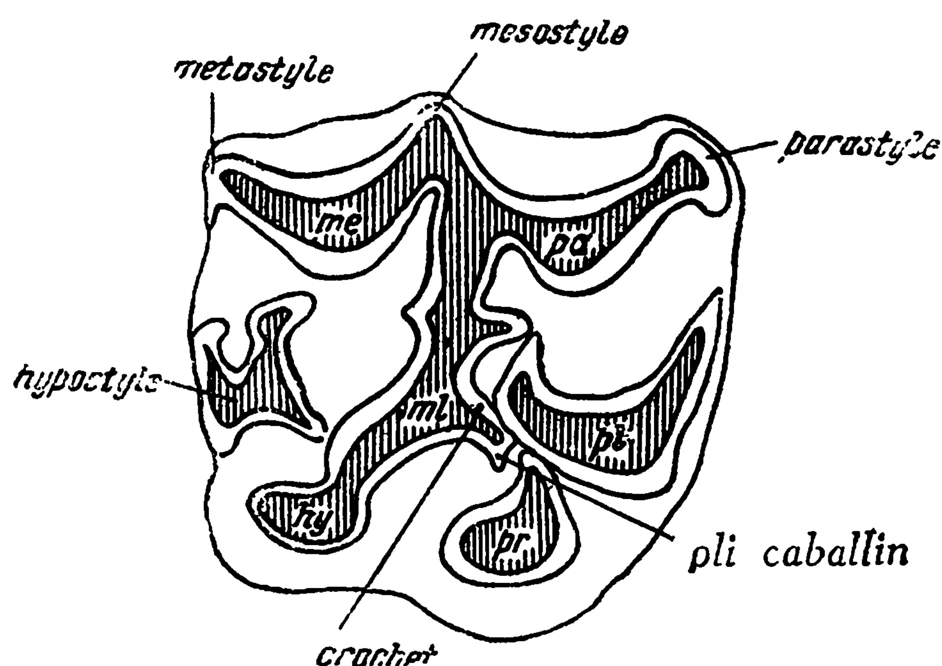


Рис. 68. Верхний коренной зуб *Merychippus*
V. Объяснение букв дается в тексте.

Род *Miohippus*, происшедший от *Mesohippus*, распространен в верхнем олигоцене Северной Америки. *Miohippus* отличается от *Mesohippus* несколько более крупными размерами. Строение конечностей и зубов олигоценовых лошадей указывает на то. что животные эти жили в лесах и питались мягкой растительностью; ноги с тремя пальцами были приспособлены к хождению по мягкой почве,— там, где было бы трудно передвигаться новым, однопалым формам семейства.

Очень близок к олигоценовым лошадям *Anchitherium*, встречающийся в миоцене Европы. Анхитерий достигал размеров пони. Ноги у него были трехпалые; зубы низкокоронковые, лофодонтные — металоф (гребень, образованный слиянием заднего ряда бугорков) был связан с эктолофом (на верхних коренных), но crochet (см. рис. 68) не был развит. Предглазничная ямка сравнительно маленькая, но не замкнутая спереди. По мнению Осборна, Абеля, Мэтью и др. исследователей эквоидей, анхитерий произошел от *Miohippus* и мигрировал в Европу, где просуществовал лишь до верхнего миоцена. Однако положение рода *Anchitherium*, этого второго члена палеотеро-гиппоидного ряда Ковалевского, как нам кажется, далеко не выяснено. Во-первых, бесспорные остатки анхитерия в Новом Свете найдены не были. и гипотезу о происхождении *Anchitherium*

от *Miohippus* и о миграции его в Европу никак нельзя считать обоснованной. Тут не следует забывать также тот важный факт, который столь серьезно подчеркивался Ковалевским,— неполноту наших знаний (не говоря уже о неполноте геологической летописи!). И, действительно, каждое новое местонахождение доставляет новые интересные данные. В этом отношении нужно особо отметить опубликованную в 1945 г. работу академика А. А. Борисяка — «Об остатках представителей сем. *Equidae* из среднего миоцена Северного Кавказа». Автор описывает новую форму, названную им *Paranchitherium karpinskii* gen. et sp. n.,* представляющую гораздо более высокую специализацию чем анхитерий. По мнению Борисяка, если анхитерий морфологически очень близок к *Miohippus*, то зубной аппарат *Paranchitherium* представляет ту стадию эволюции, которая в Америке представлена родом *Parahippus*. Но ряд признаков показывает, что *Paranchitherium* и *Parahippus* не могут быть отождествлены. Таким образом, новая форма,описанная Борисяком, может рассматриваться как потомок анхитерия,— новое звено в родословной лошадей Старого Света. Эта новая находка, по словам Борисяка, снова ставит на очередь вопрос о самостоятельном развитии лошадей в Старом Свете, т. е. вопрос, который почти 80 лет тому назад был поставлен Ковалевским в его первом палеонтологическом исследовании Следует отметить, что в 1888 г. М. В. Павловой** было высказано мнение о связи анхитерия не с американскими эквидами, а с одной из вымерших ветвей эоценовых лошадей Старого Света.

Относительно большими размерами отличается другая очень близкая к *Miohippus* форма — *Hypohippus*, существовавшая в Северной Америке и Китае до среднего плиоцена. Широкие и плоские копыта, сильно развитые боковые пальцы *Hypohippus* были приспособлены к хождению по мягкому грунту. По мнению Осборна (1918), *Hypohippus* жили в лесах. Он их называет «трехпалыми лесными лошадьми». В отличие от анхитерия, у некоторых видов *Hypohippus* предглазничная ямка спереди замкнута. Генетические связи между анхитерием и *Hipohippus* недостаточно ясны. По мнению Стертона, *** самые ранние формы *Hypohippus* начинают отделяться от анхитериев в начале среднего миоцена. Далее, уже в сред-

* Кольберт (1938) оспаривает самостоятельность *Paranchitherium*, но он судит, повидимому, по предварительному сообщению А. А. Борисяка (1937), в котором выделение нового рода не было обосновано столь подробно, как в указанной выше статье.

** M. Pavlow, Ètudes sur l'Histoire paléontologique des Ongulés, II, Le développement des Equidés. Bull. Soc. N., Москва, 1888.

*** Stirton R. A. Phylogeny of North American Equidae. Univ. California Publ. Bull. Dept. Geol. sci., vol. 25. 1940.

нем и верхнем миоцене эти две группы лошадиных развивались самостоятельно в среднем и верхнем миоцене Старого и Нового Света.

Параллельно анхитериям в Северной Америке развивалась также группа лошадиных, выделенная в 1906 г. Джидлеем под именем *Archaeohippus*. Представители этого рода отличаются небольшими размерами и непостоянством в присутствии crochet, характерного для *Parahippus*. *Archaeohippus* произошли от *Miohippus*. В частности, *Miohippus equinanus* Osborn рассматривают как форму, наиболее близкую к прямому предку *Archaeohippus*.

Чтобы не возвращаться более к группам, отщепившимся от основного ствола эквид еще в начале миоцена, отметим близкую к *Hypohippus* форму — *Megahippus*, жившую в нижнем плиоцене в Северной Америке. *Megahippus* отличается крупными размерами. Важным отличием от *Hypohippus* являются стелющиеся резцы нижней челюсти. Прямой предок *Megahippus* неизвестен.

По основной линии развития лошадиных следующую стадию эволюции представляет род *Parahippus*, распространенный в нижнем миоцене Северной Америки. Боковые пальцы на ноге у *Parahippus* были несколько редуцированы и, вероятно, во время быстрого хождения не касались земли. Диастема была развита хорошо. Коренные зубы стали длиннее; глазница была на значительном расстоянии от середины длины черепа. На поверхности коренных зубов начал появляться цемент. По сравнению с *Mesohippus*, зубы у *Parahippus* несколько крупнее, коронки немного длиннее. Характерно для *Parahippus* развитие crochet (рис. 68). *Parahippus*, как предполагают, был формой, переходной от древних лесных лошадей к новейшим лошадям, живущим на открытых пространствах.

Следует отметить, что по Шлейкьеру * (Schlaikjer, 1937), *Parahippus* является прямым потомком *Pediohippus*, происшедшего от *Mesohippus* (что касается *Miohippus*, то эта форма на филогенетической схеме Шлейкьера представлена в виде отклоняющейся от основного ствола ветви, происшедшей также от *Mesohippus*). Новейшие исследования не согласуются со взглядами Шлейкьера. Так, например, Стертон (1940) вовсе не признает самостоятельности *Pediohippus* (выделенной Шлейкьером на основании отличий в строении зубной системы), отождествляя его с *Mesohippus*. И в классификации эквоидей, данной Симпсоном (1945), *Pediohippus* также отнесен к роду *Mesohippus*.

---

* Schlaikjer E. M, A study of Parahippus wyomingensis and a discussion of the phylogeny of the genus. Bull. of the Museum of Comp. Zoology, No. 5, 1937.

Прямым потомком рода *Parahippus* является *Merychippus*, распространенный в среднем миоцене Северной Америки. *Merychippus* был выделен Лейди в 1858 г. Эта форма представляет переход от низкокоронковых зубов к высококоронковым и призматическим с хорошо развитым цементом. На верхних коренных зубах гипостиль (задняя внутренняя складка, рис. 68) соединился с гипоконом (задний внутренний столбик, рис. 68, *hy*), замкнув заднюю цементную марку; передняя марка была заключена между протолофом и металофом. Боковые пальцы тонкие и не достигают почвы. У некоторых видов они редуцированы до тонких косточек. По мнению Стертона (1940), представители *Merychippus* объединяются в два подрода: *Protohippus* и *Merychippus* s. str. К подроду *Protohippus* относятся виды, у которых протокон (передний внутренний столбик, рис. 68, *pr*) связан с протоселеном (передней промежуточной лопастью, рис. 68, *pl*). *Protohippus* Стертон считает прямыми предками *Pliohippus* и *Calippus*. Подрод *Merychippus* объединяет формы с изолированным протоконом, являющиеся предками *Nannippus*, *Hipparion* и *Neohipparion*. Точку зрения Стертона разделяет и Симпсон (1945).

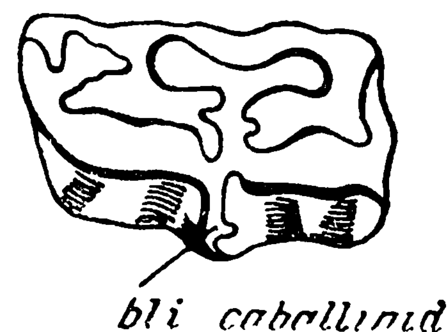


Рис. 69. Нижний коренной зуб *Neohipparion*

В верхнем миоцене Северной Америки обособляются три тесно связанные между собой группы: *Nannippus*, *Hipparion*, *Neohipparion*, которые, как предполагают, произошли от *Merychippus* (от *Merychippus* s. str. по новейшим исследованиям).

Nannippus — мелкие формы, которые, по мнению Стертона (1940), развивались, очевидно, параллельно *Hipparion minus* Pavlow Старого Света. Конечности у *Nannippus* тонкие, стройные, но с вполне развитыми боковыми пальцами. На верхних коренных зубах развит чечевицеобразный протокон. Впрочем, многие средне- и верхнеплиоценовые виды обладают продолговатым протоконом, что связано, вероятно, с некоторым сплющиванием и широким расхождением метаконида (правая часть двойной петли на рис. 69) и метастилида (левая часть двойной петли на рис. 69) в нижних зубах. Края лопастей сравнительно простые, а «pli caballinid» (см. рис. 69) редко присутствует на нижних коренных. В конце плиоцена *Nannippus* вымирают.

Neohipparion происходит от формы, близкой *Merychippus eohipparion* Osborn. Представители этого рода распространены в верхнем миоцене и нижнем и среднем плиоцене Северной Америки. У *Neohipparion* верхние коренные крупных размеров, с вытянутым протоконом и умеренной склад-

чатостью эмали. На нижних коренных метаконид и метастилид отчетливо отделяются друг от друга на коронке от самого основания зубов.

Hipparion является одним из наиболее интересных для нас родов. Прежде всего, как известно, он занимает третье, наиболее близкое к *Equus*, место в палеотеро-гиппоидной серии Ковалевского. Ковалевский впервые выдвинул серезные доводы в пользу признания гиппариона прямым предком лошадей. Первым исследователем, выдвинувшим другую гипотезу, по которой гиппарион является представителем боковой ветви, а прямой предок современных лошадей — *Protohippus*, была М. В. Павлова (1888). Впоследствии многие палеонтологи придерживались взгляда Павловой, и ее гипотеза, развитая и дополненная, стала фактически общепринятой. Однако за то, что гиппарион является прямым предком лошади, высказываются многие крупные ученые, и вопрос этот, повидимому, до сих пор нельзя считать разрешенным.

Гиппарион едва ли не самая распространенная и богато представленная форма среди эквид. Этим и объясняется чрезвычайно важное значение ее для стратиграфии.

В Северной Америке гиппарион встречается в нижнем плиоцене Тихоокеанского побережья. К началу среднего плиоцена его сменяет более специализированный *Neohipparion*. По мнению Стертона (1940), *Hipparion* происходит от формы, близкой к *Merychippus* (*Merychippus*) *insignis* Leidy. Верхние коренные зубы гиппариона характеризуются круглой или овальной формой протокона, сильной складчатостью эмали; на нижних зубах метаконид и метастилид обособляются от основания коронок; они обычно одинаковой величины и не расходятся столь широко, как у *Neohipparion*. «Pli caballinid» присутствует редко. Кости конечностей у многих видов более мощные, чем у *Neohipparion* и *Nannippus*.

Особенно распространены гиппорионы в Старом Свете, где они появляются в самом верхнем миоцене и существуют до верхнего плиоцена.

Серия эмалевых складок, всегда выступающих над поверхностью истирания зуба у гиппариона, является очень важным приспособлением для питания жесткой пищей. По мнению Осборна (1918)*, эта форма была приспособлена к полустепным условиям жизни. В отличие от *Hypohippus*, он ее называет «трехпалой степной лошадью».

Как было отмечено выше, часть исследователей считает, что *Hipparion*, являясь прямым потомком *Merychippus* по главной линии эволюции лошадей, в самом нижнем плиоцене мигрировал в Европу (в Старом Свете анхитерий уже вымер), где дал начало плейстоценовым лошадям. И, следо-

* Osborn H. F., Equidae of the Oligocene, Miocene and Pliocene of North America. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 2, 1918.

вательно, с этого момента развитие основного ствола эквид продолжается в Европе. Среди исследований, принимающих существование прямого родства между гиппарионами и лошадьми, особого внимания заслуживают работы Шлоссера, Абеля, Антониуса. Шлоссер в своих работах (1907 *, 1909) приводит ряд доводов в пользу того, что гиппарион является прямым предком современной лошади. Доводы эти основаны, главным образом, на особенностях структуры зубов. Так, например, по Шлоссеру, нижнеплейстоценовая *Equus stenonis* Cocchi является формой, которая по своему слабо сплющенному протокону и сложной складчатости эмали занимает промежуточное положение между *Hippariòn* и *Equus*, связывая друг с другом эти два рода. Заметим, что Шлоссер считает *Equus* «полифилетическим» родом.

Абель (1928)** обращается также, главным образом, к зубам. Он предполагает, что «нормальную» связь между протоконом и протоселеном мы находим у *Merychippus* и *Pliohippus*, тогда как у *Equus* протокон с протоселеном связан посредством «pli caballin», что указывает якобы на его происхождение от *Hipparion*. Абелем, так же как и Шлоссером, Антониусом, Ван-Гупеном и др., приводились и прочие доводы, обзор которых не является в данный момент нашей целью. Отметим лишь, что правильной постановке вопроса о происхождении *Equus* от *Hipparion* в значительной мере вредит крайне хаотическое состояние систематики гиппарионов. Выделение бо̀льшей части видов *Hipparion* (главным образом, европейскими палеонтологами, относящимися, повидимому, к числу тех, которые, по ироническому замечанию Ковалевского, спешат увековечить свое имя) недостаточно обосновано. Многие формы были выделены на основании отличий в очертании протокона. Однако, как показал В. А. Теряев*** (1936), форма протокона у гиппариона с возрастом сильно меняется, и верхние коренные на различных стадиях истирания обнаруживают различные очертания протокона. Этот момент авторами, исследовавшими гиппарионов, совершенно не учитывался. Ревизия рода *Hipparion*, изучение многочисленных его форм и детальное сравнение его с представителями других, тесно связанных с ним, родов несомненно разрешит вопрос как о взаимоотношениях между *Equus* и *Hipparion*, так и о стратиграфическом значении отдельных видов.

---

* Schlosser M. Ueber Säugethiere aus Pliocänablagerungen Spaniens. Neues Jahrbuch, Bd. 2, 1907.

**Abel O. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Pferde. Akad. Wiss. Wien, math.- naturwiss. Kl., Akademischer Anzeiger, No. 5.

*** Теряев, В. А. Проблема определения возраста позвоночных в палеонтологии. Проблемы палеонтологии, том I, 1936.

Большинство палеонтологов, в особенности американцев, не считает гиппариона прямым предком лошади. В этом отношении особый интерес представляют новейшие исследования Стертона * (1942). Этот ученый не сомневается в том, что прямым потомком *Merychippus* по главной линии эволюции эквид является *Pliohippus*, а не гиппарион. Он довольно решительно критикует доводы, приводимые приверженцами гипотезы о происхождении лошади от гиппариона. Так, например, Стертон утверждает, что изменение связи и взаимного расположения протокона и протоселена, наблюдаемое у *Equus*, намечается и у предков лошади, появляющихся в позднегретичную эпоху в Северной Америке (*Pliohippus martini*, *Pliohippus ansae* и другие) и обусловлено углублением препротокональной выемки. Затем, Стертон, касаясь доводов, приводимых Шлоссером, показывает, что *Equus stenonis*, рассматриваемая последним в качестве формы, промежуточной между *Hipparion* и современной лошадью, обнаруживает значительно большее сходство с *Pliohippus*.

По Стертону, от *Protohippus* (подрода рода *Merychippus*) происходят два рода: *Calippus* и *Pliohippus*. *Calippus*, появляющиеся в верхнем миоцене, просуществовали до среднего плиоцена. Эта форма отличается мелкими размерами. Верхние коренные слегка согнуты посередине. Протокон связан с протоселеном. Края долинок не образуют складок, а стили, обычно, нежны. На нижних коренных метаконид и метастилид различной величины и разделены менее широко, чем у *Pliohippus*.

Calippus — примитивная ветвь нижнего плиоцена, не принадлежащая к непосредственным предкам лошади.

Род *Pliohippus*, являвшийся прямым потомком *Merychippus* (*Protohippus*) по главной линии развития лошадей, появляется в начале плиоцена. У *Pliohippus* щечные зубы были вполне высококоронковыми, но сохраняли несколько более простой рисунок, чем у гиппариона. Боковые пальцы на ноге у некоторых видов *Pliohippus* редуцированы до грифельных косточек. Это были первые однопалые лошади.

Разница между *Protohippus* и примитивными *Pliohippus* заключается в чуть большей величине щечных зубов и возрастающей гипсодонтности последних. По Стертону (1940), в роде *Pliohippus* выделяются два подрода: *Pliohippus* s. str. и *Astrohippus*.

Подрод *Astrohippus* обнаруживает ряд лошадиных признаков (у специализированных форм). Стертон предполагает, что *Pliohippus* (*Astrohippus*) *ansae* дал начало некоторым мелким формам эквид, как, например, *Equus*

---

* Stirton R. A. Origin and generic status of *Equus*. Journal of Paleontology, vol. 16, No. 5, 1942.

tau Cope, а *P.* (*A.*) *osborni* Frick, вероятно,— предок некоторых крупных видов *Equus*.

Подрод *Pliohippus* представлен большим количеством форм. Некоторые из них проникают в Южную Америку и дают начало роду *Hippidium*, вымершему в конце плейстоцена. *Hippidium* — небольшая форма с редуцированными до состояния грифельных косточек боковыми пальцами, но с короткими конечностями, указывающими на жизнь в гористых местностях (J. Sefve, 1912).

В работе, посвященной южно-американским *Equidae*, И. Сефв,* помимо *Hippidium*, описывает *Onohippidium* и *Parahipparion*,— два плейстоценовых рода Южной Америки, близких к *Hippidium* и происшедших также от *Pliohippus*.

Мерриам ** в 1916 г. описал *Pliohippus proservus*, которую он считает близко стоящей к *Equus stenonis*. Эту форму Мерриам рассматривает как переходную ступень от *Pliohippus* к *Equus*. Он считает, что *Equus stenonis* произошла от *Pliohippus proservus* и мигрировала в верхнем плиоцене в Европу.

Следует отметить, что некоторые авторы объединяли наиболее специализированных эквид верхнего плиоцена Северной Америки в род *Plesippus*. Стертон (1942) показал, что формы, объединяемые в *Plesippus*, столь мало отличаются от *Equus*, что их выделение в отдельный род является ошибкой. С мнением Стертона согласен и Симпсон *** (1945).

Pliohippus (*Astrohippus*) дал, по Стертону, начало группе верхнеплиоценовых лошадей Северной Америки (или роду *Plesippus*) — непосредственным предкам современных эквид. Верхнеплиоценовая *Equus* Сев. Америки, по установившемуся мнению палеонтологов, мигрировала в Старый Свет. В самой же Северной Америке к концу плейстоцена лошади вымирают. Завезены в Америку они были уже человеком. Когда первые европейцы попали в Америку, там совершенно не было лошадей.

В Старом Свете, в процессе расселения и приспособления к все новым и новым условиям жизни, среди эквид, помимо настоящих лошадей, развились ослы, полуослы, зебры, представляющие отдельные подроды *Equus*.

---

* Sefve I. Die fossilen Pferde Südamerikas. K. Svenska Vetenskapsakad. Handl., Stockholm, vol. 48, No. 6, 1912.

** Merriam J. C. Relationship of *Equus* to *Pliohippus*. Univ. Calif. Publ. in Geology, vol. 9, No. 18, 1916.

*** Simpson G. G. Classification of Mammals. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist., vol. 85, 1945.

На протяжении всей истории эквид отдельные части скелета подвергались очень важным и интересным изменениям. Параллельно с постепенной редукцией боковых пальцев, происходило удлинение и утонение конечностей, в особенности дистальных сегментов. Диафиз локтевой кости постепенно редуцируется и срастается с лучевой. Сильно редуцируется и малая берцовая, верхняя часть которой сохраняется у современных лошадей в виде тонкой косточки, а нижняя — в виде рудимента, прирастающего к большой берцовой. Суставные поверхности дистальных концов костей предплечья, голени и метаподиев, закругленные у наиболее примитивных предков лошади, развиваются в блоковидные поверхности, ограничивающие движение ног исключительно в вертикальной плоскости и увеличивающие прочность сочленения. Так развивается высоко специализированная нога современной лошади, весьма совершенно приспособленная к бегу и хождению по твердой почве.

Изменение в строении зубов,— постепенное развитие брахиодонтных, или низкокоронковых, зубов в гипсодонтные, или высококоронковые, обусловлено изменением в пище: переход лошадиных из лесов в степи вызвал приспособление зубов к разжевыванию жесткой растительности.

Постепенное увеличение размеров тела в процессе эволюции эквид можно объяснить тем, что более крупные формы были более сильными и активными в борьбе с врагами и конкурентами. При прочих равных условиях крупные формы имеют несомненные преимущества перед мелкими, что, в силу естественного отбора, приводит к увеличению размеров тела в филогении лошадиных. Изменения черепа в процессе эволюции эквид выражаются в развитии заднеглазничной дуги, удлинении лицевой части черепа, перемещении глазницы назад, в чем также можно усмотреть приспособление к жизни на открытых пространствах.

Развитие лошадиных в Северной Америке, так же как и эволюция рода *Equus* в Старом Свете, находится, вероятно, в тесной связи с изменением геологических и климатических условий на протяжении третичного и четвертичного периодов (развитие степей, оледенение и т д.).

28. *Merychippus* Leidy (см. прим. 27).

29. Гензель, Фридрих (Hensel, Friedrich, 1826—1881). Немецкий палеонтолог, путешественник.

30. *Palaeomeryx bojani* — форма, относящаяся к семейству *Cervidae*. *Palaeomeryx* существовали в среднем и верхнем миоцене Европы.

31. Уайт (Wight) — остров у южных берегов Англии.

32. Лигниты Апта — верхнеэоценовые отложения, развитые на юго-востоке Франции, в районе гор. Апта.

33. Аноплотерий (*Anoplotherium* Cuvier) — род, относящийся к примитивным жвачным животным. Семейство аноплотериид богато представ-

лено в верхнем эоцене и нижнем олигоцене. У этих форм на верхних коренных зубах имелось по пяти бугорков, причем протокон был всегда бунодонтного типа. Аноплотерий, как показал Ковалевский, представляет тип инадаптивной редукции; род этот вымирает, не оставляя потомков. Что касается приводимой Ковалевским серии *Anoplotherium* — *Cainotherium* — *Hyaemoschus* — *Dicroceros*, то ее не следует принимать за филогенетический ряд. В этой серии родов, прослеживая изменение нижнего конца humerus, Ковалевский пользуется *Anoplotherium*, как формой, обнаруживающей наиболее примитивное строение плечевой кости.

34. *Choeropotamus* Cuvier — представитель семейства *Choeropotamidae*. Херопотамиды принадлежат к подотряду *Suiformes* отряда *Artiodactyla*. Встречаются в верхнем эоцене и в нижнем и среднем олигоцене Европы и Азии.

35. *Suidae* — семейство свиней, объединяющее целый ряд как вымерших, так и существующих ныне форм. Из представителей этого семейства до нашего времени дожили свиньи и пекари. Прямой предок свиней до сих пор не известен.

36. *Entelodontidae* — играли важную роль в олигоцене Европы. Относятся к подотряду *Suiformes*. Крупные животные с огромным черепом с длинными резцами и массивными клыками. В противоположность всем парнокопытным, за исключением дихобунид, у энтолодонтов на верхних коренных был развит гипокон. Энтелодонты вымерли к концу олигоцена.

37. Дихобуниды (*Dichobunidae*) — архаические парнокопытные, относящиеся к подотряду *Suiformes*. Небольшие формы, жившие в верхнем эоцене и нижнем олигоцене Европы. У них, в противоположность большинству членов подотряда, имеется гипокон.

38. Кайнотерииды (*Cainotheriidae*) — примитивные жвачные из подотряда *Suiformes*. Жили в Старом Свете от верхнего эоцена до нижнего олигоцена. Характеризуются маленькими размерами (величиною с кролика), присутствием пяти пальцев на передней ноге и четырех — на задней. Задние конечности были длиннее передних. В процессе эволюции семейства кайнотериид протокон переместился к заднему краю зуба, обусловливая пятибугорчатое строение коренных: протоконуль являлся передневнутренним бугорком, а метакон, метаконуль и протокон располагались на задней половине зуба.

39. *Hyaemoschus* Gray — этот род относится к семейству *Tragulidae* из подотряда *Ruminantia*. Маленькая, легко построенная форма с хорошо развитыми боковыми пальцами на передней ноге. На задней ноге боковые пальцы редуцированы, и средние метаподии срослись в os canon (это срастание средних метаподиев на передней ноге выражено слабо). *Hyaemoschus* появляются в плейстоцене и существуют ныне в Африке.

40. *Dicrocerus* Lartet — небольшие олени, жившие в миоцене и плиоцене в Евразии (семейство *Cervidae* из подотряда *Ruminantia*).

41. Антракотерии (*Anthracotheriidae*) — семейство, относящееся к подотряду *Suiformes*. Это довольно крупные, но примитивные парнокопытные, распространенные в верхнем эоцене, олигоцене и нижнем миоцене. Конечности у *Anthracotherium* были короткие, с четырьмя функционировавшими пальцами, череп был низкий, с длинной лицевой областью. Коренные зубы обнаруживают некоторые признаки селенодонтного рисунка. На верхних коренных зубах было по пяти бугорков. Если исключить некоторую тенденцию к селенодонтности, то антракотерии обнаруживают явные родственные связи с *Suina*.

Антракотериям посвящена классическая работа Ковалевского «Monographie der Gattung *Anthracotherium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Classification der fossilen Huftiere» (1873). Несмотря на то, что положение антракотерия в системе животных вызывало много споров, родственные связи, указанные Ковалевским, и ныне являются наиболее вероятными и общепринятыми.

42. *Bothriodon* Aymard Ковалевский считал синонимом *Hyopotamus* Owen (подотряд *Suiformes*). Представлен в нижнем олигоцене Европы и в нижнем олигоцене Северной Америки. Сближение *Bothriodon* с *Anthracotherium*, допускаемое Ковалевским, является совершенно справедливым.

43. *Hyopotamus* — синоним ботриодона. *Hyopotamus* было предложено Р. Оуэном в 1848 г., тогда как *Bothriodon* был выделен Aymard в 1846 г.

44. *Choerotherium* Lartet — относится к подотряду *Suiformes*, к семейству *Tayassuidae*. Жили в верхнем миоцене Европы. По некоторым признакам приближаются к современным пекари.

45. *Choeromorus* Gervais — средне- и верхнеэоценовый род, распространенный в Европе и относящийся к подотряду *Suiformes*. Близок к херопотамидам.

46. *Palaeochoerus* Pomel — представитель *Suidae*, известный в нижнем и среднем миоцене Европы и в верхнем миоцене и нижнем и среднем плиоцене Азии.

47. Грав (Graves) — местность на юго-западе Франции.

48. *Hyracotherium* Owen — (см. прим. 28).

49. Рютимейер, Людвиг (Rütimeyer Ludwig, 1825—1895). Швейцарский палеонтолог и зоолог. Профессор зоологии и общей анатомии в Базеле.

50. Лофиодонт (*Lophiodon* Cuvier) — характерный представитель семейства *Lophiodontidae* отряда непарнокопытных. Лофиодонты жили в эоцене в Европе. По ряду признаков они были похожи на тапиров (простые

лофиодонтные зубы, развитие у некоторых форм короткого хобота и другие).

51. Штейнгейм (Steinheim) — местность в Южной Германии, в Вюртенберге. В Штейнгейме, в пресноводных известняках верхнего миоцена, были найдены остатки млекопитающих, по характеру своему приближающихся к фауне Сансана.

52. Ацератерий (*Aceratherium* Kaup) — относится к семейству *Rhinocerotidae*. Ацератерий был безрогим носорогом, лишенным верхних бивнеобразных резцов, имевшихся у более древних форм. Ацератерии в Европе известны от среднего олигоцена до нижнего плиоцена; в Азии — от нижнего миоцена до нижнего плиоцена.

53. *Paloplotherium* Owen — форма, относящаяся к семейству палеотериид. Очень близка к палеотерию. Ковалевский, повидимому, так же как некоторые другие исследователи, отождествляет ее с *Plagiolophus* Pomel. Однако *Plagiolophus minus* Pom., являющуюся, по Гексли, предком лошадей, Ковалевский чаще называет *Palaeotherium minus*· названия *Paloplotherium minus* и *Plagiolophus minus* он употребляет значительно реже.

54. *Macrauchenia* Owen — относится к семейству *Macraucheniidae* отряда *Litopterna*. Известна в плейстоцене Южной Америки. Для этой формы характерно далеко отодвинутое назад носовое отверстие, расположенное на дорзальной стороне черепа. Предполагают, что макраухения была обитателем болот и в связи с этим у нее развилось приспособление для дыхания в то время, когда тело погружено в воду.

55. Дебрюж (Debruge) — местность на юго-западе Франции. В Дебрюже развиты лигнитовые отложения верхнеэоценового возраста, содержащие богатую фауну млекопитающих.

56. *Plagiolophus* Pomel — представитель семейства палеотериид. Встречается в верхнем эоцене и нижнем олигоцене Европы.

57. Эппельсгейм (Eppelsheim) — местность на юге Германии, в Майнцском бассейне. В Эппельсгейме развиты верхнемиоценовые пески, содержащие громадное количество остатков млекопитающих.

58. Сиваликские холмы (Siwalik Hills) — предгорья Гималаев,— цепь холмов, сложенных, преимущественно, песчаниками и конгломератами плиоценового возраста.

59. *Camelidae* — семейство из подотряда *Tylopoda*. К *Camelidae* относятся ныне живущие верблюды Старого Света и ламы Южной Америки. Наиболее древние представители семейства известны из верхнего эоцена Северной Америки.

60. *Tragulidae* — семейство из подотряда *Ruminantia*. Первые представители семейства появляются в верхнем миоцене Европы и Азии.

К *Tragulidae* относятся ныне живущие оленьки из тропических областей Старого Света и несколько более крупный африканский *Hyaemoschus*.

61. *Xiphodon* Cuvier — парнокопытное из подотряда *Tylopoda*. Известен в верхнем эоцене и нижнем олигоцене Европы. По своим зубам и конечностям ксифодонты приближаются к древним верблюдам.

62. *Diplobune* Rütimeyer — один из представителей семейства аноплотериид. Известен из нижнего и среднего олигоцена Европы.

63. Петерс, Карл (Peters, Karl, 1825—1881) — австрийский геолог и палеонтолог.

64. *Hyotherium* Meyer — представитель *Suidae* из среднего и верхнего миоцена Европы.

65. *Anisodon* (правильнее *Chalicotherium* Kaup)— представитель семейства халикотериев. Существовал в Европе в нижнем плиоцене. Халикотерии представляют собой весьма любопытную группу животных. На каждой ноге у них было по три пальца, что соответствует, как известно, характеристике непарнокопытных. Однако пальцы оканчивались расщепленными когтевыми фалангами, на которых были не копыта, а когти.

К халикотериям относится описанный А. А. Борисяком* (1945) *Phyllotillon betpakdalensis* из третичных отложений Казахстана. Ряд признаков в строении скелета халикотерия, по мнению Борисяка, указывает на то, что животное это могло, стоя на задних ногах, цепляться передними конечностями за ствол дерева и поднимать переднюю часть тела, чтобы достать более высокие ветви с молодыми побегами и листьями, которыми оно питалось.

Столь оригинальное строение конечностей халикотериев побуждало некоторых ученых выделить их в отдельный отряд. Однако по строению всего остального скелета эти животные являются типичными непарнокопытными, и большинство исследователей относит их к отряду *Perissodactyla*.

Таким образом, мнение Ковалевского о халикотерии, как о непарнокопытном, составленное им на основании ознакомления с зубной системой, новейшими исследователями подтверждается.

66. *Listriodon* Meyer — представитель *Listriodontidae*, распространенный в миоцене Европы и в верхнем миоцене и плиоцене Азии.

67. Овернь (Auvergne) — провинция Франции, в состав которой входят департамент Пюи-де-Дом, Канталь и частично департамент Верхней Луары и Аллье. Занимает область потухших вулканов централь-

* Б о р и с я к, А. А. Новый представитель халикотериев из третичных отложений Казахстана. Труды Палеонтологического института, том XIII, вып. 3, 1946.

ного массива. В Оверни развиты песчаные отложения миоценового возраста.

68. Дорбиньи, Альсид Шарль Виктор (d'Orbigny, Alcide Charles Victor, 1802—1857). Французский геолог и палеонтолог. Профессор в Jardin des plantes.

69. Дана (правильнее Дэна), Джемс (Dana, James Dwight, 1813—1895). Американский геолог и палеонтолог.

70. Эгеркинген — местечко на северо-западе Швейцарии.

71. Амфицион (*Amphicyon* Lartet) — род, относящийся к семейству *Canidae*, к группе так называемых «медведесобак». Известен в Европе от верхнего олигоцена до нижнего плиоцена, в Северной Америке — в миоцене; в Азии — от верхнего миоцена до нижнего плиоцена.

72. Суассон (Soisson) — местность во Франции, расположенная в Парижском бассейне, на северо-востоке от Парижа. В районе Суассон развиты лигниты палеоценового возраста.

73. Бланшар, Эмиль (Blanchard, Emile, 1819—1900). Французский зоолог-энтомолог.

74. Квенштедт, Фридрих Август (Quenstedt, Friedrich August, 1809—1889). Немецкий геолог и палеонтолог, профессор в Тюбингене.

75. Давидсон (правильнее Дэвидсон), Томас (Davidson, Thomas, 1817—1885). Английский палеонтолог, крупнейший специалист по ископаемым плеченогим.

76. Грей, Филип де Мальпас (Grey, Philip de Malpas, 1806—1881). Английский палеонтолог. Работал, главным образом, по палеонтологии рыб.

77. Бэр, Карл Максимович (1792—1876). Знаменитый русский естествоиспытатель, основатель научной эмбриологии.

78. Геккель, Эрнст Генрих (Häckel, Ernst Heinrich, 1834—1919). Известный немецкий естествоиспытатель-дарвинист.

79. Гегенбаур, Карл (Gegenbaur, Karl, 1826—1903). Немецкий естествоиспытатель, сравнительный анатом.

80. Вудвард, Генри (Woodward, Henry, 1832—1921). Английский палеонтолог. Основатель «Geological Magazine».

81. Дорн, Феликс Антон (Dohrn, Felix Anton, 1840—1909). Немецкий зоолог.

82. Пикте, Франсуа Жюль (Pictet, François Jules, 1809—1872). Швейцарский зоолог и палеонтолог, профессор зоологии в Женеве.

83. Вааген, Вильгельм (Waagen, Wilhelm, 1841—1900). Австрийский геолог и палеонтолог. Профессор палеонтологии в Вене.

84. *Eligmus* Deslongchamps — пластинчатожаберный моллюск из семейства *Aviculidae*. Встречается в средней юре.

85. *Nerinea* Defrance — брюхоногое из юрских и меловых отложений, относящееся к подклассу переднежаберных.

86. *Maclurea* Lesueur — брюхоногое из подкласса переднежаберных; встречается в кембрии и нижнем силуре.

87. *Euomphalus* Sowerby — брюхоногое, принадлежащее к подклассу переднежаберных. Известно от силура до триаса.

88. *Hippurites* Lamarck — род семейства *Rudistae* пластинчатожаберных моллюсков. Встречается в среднем и верхнем мелу.

89. *Caprina* d'Orbigny, — род пластинчатожаберных моллюсков из семейства *Caprinidae*. Встречается в мелу.

90. Бронн, Генрих Георг (Bronn, Heinrich Georg, 1800—1862). Немецкий зоолог и палеонтолог, профессор зоологии в Гейдельберге.

91. Фальконер, Хью (Falconer, Hugh, 1808—1865). Английский палеонтолог. Исследователь ископаемых млекопитающих Индии.

92. Буржуа, Луи Алексис (Bourgeois, Louis Alexis, 1819—1878). Французский палеонтолог и археолог.

93. Кауп, Иоганн Якоб (Kaup, Johann Jakob, 1803—1873). Немецкий палеонтолог. Исследователь фауны млекопитающих Эппельсгейма.

94. Оуэн, Рихард (Owen, Richard, 1804—1892). Известный английский палеонтолог. Директор Британского Музея Естественной Истории.

95. Меккель, Иоганн Фридрих (Meckel, Johann Friedrich, 1781—1833). Немецкий анатом.

96. *Rhagatherium*, Pictet et Humbert — представитель семейства антракотериид. Верхний эоцен— нижний олигоцен Европы и нижний олигоцен Африки.

97. *Coryphodon* Owen — представитель семейства *Coryphodontidae*, относящегося к отряду *Pantodonta*. Это древнее копытное, появившееся в верхнем палеоцене и распространившееся в нижнем эоцене Европы и Сев. Америки. По величине и облику напоминает гиппопотама.

98. *Pliolophus* (Owen) — синоним рода *Hyracotherium* (см. прим. 27).

99. *Propalaeotherium* Gervais — представитель семейства *Palaeotheriidae*. Известен в среднем и верхнем эоцене Европы и Азии.

100. *Anchilophus* Gervais — представитель семейства *Palaeotheriidae*, распространенный в среднем и верхнем эоцене Европы.

101. *Pachynolophus* Pomel — относится к семейству *Palaeotheriidae*. Известен в среднем и верхнем эоцене Европы.

102. *Hyracodon* Leidy — форма, относящаяся к семейству *Hyracodontidae* надсемейства *Rhinocerotoidea*. Хиракодонты были бегающими носорогами,— самыми примитивными представителями *Rhinocerotoidea*. *Hyracodon* — довольно крупная форма с длинными тонкими ногами.

Три задних предкоренных зуба у нее уже были моляризированы. Известна в олигоцене Северной Америки.

103. *Tapirulus* Gervais — верхнеэоценовый представитель семейства аноплотериев, распространенный в Европе.

104. *Menodus* Pomel, 1849 (*Titanotherium* Leidy, 1852) — непарнокопытное, относящееся к семейству бронтотериид. Бронтотерииды (титанотерии) были крупными животными с парой морщинистых роговидных выступов на передней части черепа, с примитивным строением зубной системы и тяжеловесными конечностями (короткие передняя и задняя ноги имели соответственно четыре и три пальца). Бронтотерииды известны в верхнем эоцене и нижнем олигоцене Сев. Америки, Европы и Азии.

105. Сапорта Гастон де (Saporta, Gaston de, 1823—1895). Французский палеоботаник.

106. *Nesodon* Owen — род, относящийся к семейству *Toxodontidae*. Встречается в нижнем и среднем миоцене в Южной Америке.

107. *Toxodon* Owen — род, относящийся к семейству *Toxodontida* из отряда *Notoungulata*. Существовал в плейстоцене в Южной Америке.

108. *Gelocus* Aymard — представитель группы *Gelocidae* из надсемейства *Traguloidea* подотряда *Ruminantia*. Известен из нижнего олигоцена Европы. Характерным признаком для группы является отсутствие клыковидных предкоренных. Боковые пальцы исчезли, а от боковых метаподиев остались лишь грифельные косточки. Гелокусу посвящена работа Ковалевского, считающего его прародителем жвачных селенодонтов («Остеология двух ископаемых видов из группы копытных», 1875).

109. *Amphitragulus* Pomel — представитель семейства *Cervidae*. Известен в верхнем олигоцене и нижнем миоцене Европы и в нижнем миоцене Азии.

Родственные связи между представителями *Traguloidea* и *Cervidae*, намеченные Ковалевским, и ныне остаются в полной силе, являясь основой для исследований филогенеза оленей.

110. Маак Август (Maak, August, 1840—1873). Геолог и палеонтолог. Сотрудник Кембриджского музея.

111. Слои Ронзона. Плотные известняки олигоценового возраста, развитые в департаменте Пюи, в центральной части Франции.

112. *Neotragus saltiana* Smith — относится к *Antilopinae* семейства *Bovidae*. Современная форма, живущая в Африке.

113. Бембридж — местность на юге Англии (о-в Уайт), где развиты олигоценовые отложения — пресноводные известняки и мергели.

114. *Hyaenodon* Laizer et Parieu — представитель семейства *Hyaenodontidae* из подотряда *Creodonta*. Известен в верхнем эоцене и нижнем олигоцене в Европе и Сев. Америке и в нижнем олигоцене в Африке и Азии.

115. *Cynodon* Aymard — олигоценовый представитель *Canidae*, встречающийся в Европе.

116. Небраска — штат в Северной Америке, к западу от Скалистых гор. В Небраске развит континентальный неоген, содержащий богатейшую фауну млекопитающих.

117. *Agriochoerus* Leidy — представитель подотряда *Suiformes*. Известен в олигоцене и нижнем миоцене в Северной Америке.

118. Красные фосфориты близ Кагора в местности Каюкс — отложения верхнеэоценового и нижнеолигоценового возраста на юго-западе Франции.

119. *Amphimeryx* Pomel — представитель семейства амфимерицид,— верхнеэоценовых и нижнемиоценовых *Tragulina*, встречающихся в Европе.

120. *Dorcatherium* Kaup — представитель семейства *Tragulidae*. Распространен в верхнемиоценовых и плиоценовых отложениях Европы и Азии.

121. *Dremotherium* Geoffroy — нижнемиоценовый представитель семейства *Cervidae*, живший в Западной Европе.

122. Курнон — деревня в Оверни (департамент Пюи-де-Дом).

123. Пески Орлеана — континентальные отложения, представленные в окрестностях Орлеана; лежат ниже известняков Монтабюзара. Возраст — нижний миоцен.

124. Голубоватые известняки Оверни — континентальные отложения нижнемиоценового возраста, развитые в провинции Овернь, во Франции.

125. Ляйелль, Чарльз (Lyell, Charles, 1797—1875), знаменитый английский геолог.

126. Мергели Тулузы — отложения нижнемиоценового возраста, развитые в окрестностях Тулузы, во Франции.

127. Дигуен (Digoin) — город на юго-востоке Франции.

128. Лигниты Лобсана — верхнеолигоценовые отложения, развитые в окрестностях Лобсана. в Эльзасе.

129. Маноск — городок на юго-востоке Франции.

130. Нарбонн (Narbonne) — город в департаменте Од, в Центральной Франции.

131. Лигниты Кадибоны — олигоценовые отложения, развитые близ Генуи.

132. Рошетт — местность на юго-западе Швейцарии (близ Лозанны). В Рошетте развиты верхнеолигоценовые континентальные отложения.

133. Песчаники Бумбаха и Аарвангена — в основном морские отложения нижнемиоценового возраста, развитые на юго-западе Швейцарии.

134. Нижние пески Вейсенау и пласты церитов (т. е. пласты, содержащие церитов,— брюхоногих из семейства *Cerithiidae*) Майнцского бассейна — нижнемиоценовые отложения, развитые в Южной Германии.

135. Лигниты Ротт близ Бонна. Верхнемиоценовые отложения в Северной Германии, в нижнем течении Рейна.

136. *Micromeryx* Lartet — представитель семейства *Cervidae*, известный из средне-и верхнемиоценовых отложений Европы.

137. Верхние слои Вейсенау — верхнемиоценовые отложения, развитые в Майнцском бассейне.

138. Эгинген — местечко в Вюртенберге.

139. Ульм — город в Вюртенберге.

140. *Paludina* Lamarck (правильнее — *Viviparus* Montfort) — род брюхоногих из семейства *Viviparidae*. Появляется в юре.

141. Боденское озеро — озеро, расположенное на границе Баварии и Швейцарии.

142. Бурый уголь Эйбисвальда — лигниты бурдигальского (нижнемиоценового) возраста, развитые на юге Австрии.

143. Симорр (Simorr) — селение в департаменте Жерс, на юго-западе Франции. В окрестностях Симорра развиты континентальные отложения верхнемиоценового и нижнеплиоценового возраста.

144. Виллефранш д'Астарак — селение, расположенное в департаменте Аллье, в Центральной Франции.

145. Лигниты Монте-Бамболи (Monte-Bamboli) — верхнемиоценовые отложения, развитые в Италии.

146. Лигниты и песчаники Винтертура — верхнемиоценовые отложения, развитые в Швейцарии, близ г. Винтертура.

147. *Hyaenailouros* Biedermann — род семейства *Felidae*, распространенный в нижнем и среднем миоцене Европы и в верхнем миоцене Азии. Относится к подсемейству *Machairodontinae*.

148. Верхние мергели Маноска — плиоценовые отложения в окрестностях г. Маноска, на юго-востоке Франции.

149. Пески Монпелье — плиоценовые отложения, представленные в окрестностях г. Монпелье, на юге Франции.

150. Пласты церитов Венского бассейна — верхнемиоценовые отложения (сарматский ярус).

151. Бельведерский щебень — речные отложения понтического возраста, развитые в окрестностях Вены.

152. Балтавар — селение на юго-западе Венгрии.

153. Нордман, Александр Давидович (1803—1866). Русский естествоиспытатель, палеонтолог.

154. *Ictitherium orbignyi* Gaudry — представитель семейства *Hyaenidae*. Существовал в нижнем плиоцене Европы и Азии.

155. Барбот де Марни, Николай Павлович (1832—1877). Русский геолог и палеонтолог.

156. Балтский ярус — континентальные отложения, соответствующие миоцену и части плиоцена, развитые в Бессарабии и Подолии. Содержат остатки млекопитающих.

157. *Helladotherium* Gaudry — нижнеплиоценовый род семейства *Giraffidae*, встречающийся в Европе и Азии.

158. Мастодонты (*Mastodontidae*) — группа животных, относящаяся к отряду *Proboscidea*. Существовали в Европе от нижнего миоцена до верхнего плиоцена; в Азии — в нижнем плиоцене; в Северной Америке — от среднего миоцена до плейстоцена.

159. *Stegodon* Falconer — представитель семейства *Mastodontidae*; форма, по строению черепа и зубов, промежуточная между *Mastodon* и *Elephas*. Средний и верхний плиоцен Южной Азии. Плейстоцен Явы.

160. Динотерии (семейство *Dinotheriidae*) — хоботные, относящиеся к подотряду *Dinotherioidea*. Динотерии встречаются в миоценовых и нижне- и среднеплиоценовых отложениях Европы и Азии. В Африке динотерии известны из среднего и верхнего миоцена и плейстоцена.

161. Предлагаемое Ковалевским деление верхнетретичных отложений представляет, несомненно, большой методологический интерес. Мы тут видим первую замечательную попытку применения эволюционно-биологического метода в геологии. Подразделение верхнетретичного периода дано на основе развития важнейших групп млекопитающих, с учетом геологических данных и климатических условий.

В первой миоценовой фауне Ковалевского мы видим крупных *Hyopotami*, представляющих известный прогресс по сравнению с мелкими формами этого семейства, встречающимися в эоцене. Тут и *Entelodon*, большой четырехпалый носорог,— *Rhinoceros velaunus*, и наиболее интересный, по мнению Ковалевского, *Gelocus*, являющийся формой, обнаруживающей признаки предка жвачных.

Во второй миоценовой фауне самый важный момент — появление значительного числа настоящих жвачных со сросшимися в os canon средними метаподиями. Развитие способности пережевывать жвачку дает, по Ковалевскому, огромное преимущество всем формам, обладающим ею, над теми, которые не имели ее, «так как жвачное способно питаться и даже процветать на столь мало питательной пище, которая решительно недостаточна, чтобы просто поддержать жизнь всеядного животного» (2). Ковалевский с исключительной ясностью показывает, как естественный отбор привел к развитию более совершенных форм. Замечание о малопитатель-

ной и грубой пище говорит о том, что развитие этих форм Ковалевский представлял себе в тесной взаимозависимости с изменением геологических и климатических условий.

В третьей миоценовой фауне Ковалевского преобладание истинных жвачных становится наиболее характерным моментом. Примитивные «всеядные селенодонты» уже совершенно вытеснены. Среди других особенностей, приводимых Ковалевским, следует подчеркнуть появление у жвачных рогов (состоящих пока только «из простого шипа или раздвоенной вилки») и развитие *Suidae*. Здесь же впервые встречаются анхитерий, мастодонты и динотерии и обезьяна — *Pliopithecus antiquus*. Горизонт, содержащий третью миоценовую фауну, Ковалевский относит к среднему миоцену.

В четвертой миоценовой фауне число жвачных становится еще бо̀льшим. У них появляются новые признаки, указывающие на дальнейшую эволюцию отдельных групп (например, разветвленные рога у «плотнорогих» и узорчато извитые рога полорогих). Среди носорогов преобладающими являются уже трехпалые формы. *Equoidea* представлены гиппарионом, значительно приближающимся уже к современным лошадям. Так, по мнению Ковалевского, постепенное развитие фауны млекопитающих, прослеживаемое в следующих друг за другом горизонтах, приводит нас «к знакомым типам, заселяющим землю по окончании миоценового периода».

Самостоятельность биостратиграфических единиц, выделенных Ковалевским, становится очевидной при ознакомлении с современной схемой подразделения верхнетретичного периода. Его первая миоценовая фауна является комплексом, характеризующим нижний олигоцен; вторая — соответствует среднему и верхнему олигоцену; третья — нижнему и среднему миоцену; четвертая — верхнему миоцену.

162. Эласмотерий (*Elasmotherium* Fischer) относится к семейству *Rhinocerotidae*. Известен в плейстоцене Евразии.

163. Зюсс, Эдвард (Suess, Eduard, 1831—1914). Известный австрийский геолог и палеонтолог.

164. Критика схемы подразделения миоцена, выдвинутой австрийским геологом Э. Зюссом, совершенно справедлива. Деление миоцена на основании остатков одних хоботных, предложенное Зюссом, было, действительно, примитивным по сравнению с делением Ковалевского, основанным на глубоком и всестороннем изучении основных комплексов фаун.

165. Здесь мысль автора выражена неудачно: изображенные на табл. II кости были срисованы через зеркало.

Т. ГЕКСЛИ

ОТРЫВОК ИЗ РЕЧИ НА ГОДИЧНОМ СОБРАНИИ ЛОНДОНСКОГО ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА (18 февраля 1870 г.), ПОСВЯЩЕННЫЙ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ ЛОШАДИ

(The anniversary address of the president. The Quarterly Journal of the Geological Society of London, vol. XXVI, 1870, pp. XXIX—LXIV. Delivered February 18th 1870).

Можно сказать, что каждый ископаемый организм, занимающий переходное положение между известными уже формами, поскольку он является промежуточным, представляет довод в пользу эволюции, так как он указывает возможный путь, которым могла итти эволюция. Однако обнаружение такой формы само по себе не доказывает того, что эволюция совершалась через нее и свидетельствует лишь о вероятности эволюции вообще. Допустим, что у нас три формы: А, В, С и что В по своему строению является промежуточной между А и С. В таком случае, с точки зрения эволюционного учения, существуют четыре возможности. А может перейти в С через В, или С может перейти в А через В, или А и С могут быть независимыми видоизменениями В, или А, В и С могут быть независимыми видоизменениями какой-то неизвестной формы. Возьмем пример, который представляют свиньи, *Anoplotheriidae* и жвачные. *Anoplotheriidae* являются промежуточными между первой группой и последней; однако это не говорит о том, что жвачные произошли от свиней или что свиньи произошли от жвачных, или что обе эти группы произошли от *Anoplotheriidae* или что свиньи, жвачные и *Anoplotheriidae* не могли произойти от какого-нибудь общего ствола.

Но если можно показать, что A, B и C обнаруживают последовательные стадии в степени изменения или специализации одного и того же типа, и если, далее, можно установить, что они встречаются в последовательно отложившихся осадках, причем A оказывается в древнейших осадках, а C — в самых молодых, то промежуточный характер B приобретает совершенно иное значение, и я без колебаний готов признать эту последнюю форму звеном в генеалогии C. Тяжесть доказательства, мне думается, должна лечь на того, кто станет отрицать происхождение C от A через B или каким-то очень близким к этому путем, ибо всегда вероятно, что мы не нападем на точную линию филиации, и, имея дело с ископаемыми, мы можем принять дядю и племянника за отца и сына.

Полагаю, что нужно различать эти два типа переходных форм как типы интеркалярный (вставной) и линейный. Употребляя первый термин, я хочу лишь сказать, что форма B, как интеркалярная, является промежуточной между другими, как *Anoplotherium* оказывается промежуточным между свиньями и копытными, ни утверждая, ни отвергая какого бы то ни было прямого генетического отношения между этими тремя группами (формами). Применяя второй термин, я, напротив того, выражаю мнение, что формы A, B и C составляют родословную линию, и что B, таким образом, входит в состав цепи предков C.

. . . .

В своем докладе, который я сделал вам в 1862 г., я имел смелость высказать предположение, что палеонтология скоро покажет нам возможность прямого перехода от типа ящера к типу страуса. В настоящее время мы имеем интеркалярный тип, представляемый *Ornithoscelida*, доказывающий, что этот переход есть нечто большее, чем возможность; однако очень сомнительно, чтобы какие бы то ни было из знакомых нам родов *Ornithoscelida* были бы настоящими линейными типами, через которые совершался переход от ящера к птице. Весьма вероятно, что

эти линейные типы еще скрыты от нас в более древних формациях.

Попытаемся теперь найти какие-нибудь случаи истинных линейных типов, или форм, которые являются промежуточными между другими, так как они стоят в прямой генетической связи с этими последними. Найти ясные и несомненные доказательства филиации ископаемых животных — дело нелегкое: для того, чтобы такое доказательство было вполне удовлетворительным, нужно, чтобы мы были знакомы со всеми важнейшими чертами организации животных, между которыми предполагается такая связь, а не с обломками, на которых палеонтолог так часто основывает свои роды и виды. Г-н Годри расположил виды *Hyaenidae, Proboscidea, Rhinocerotidae* и *Equidae* в порядке их филиации от самого раннего их появления в миоценовую эпоху до настоящего времени, а профессор Рютимейер составил подобные схемы для быков и других *Ungulata* с достаточно вероятным, мне думается, приближением к естественной последовательности. Однако, как это известно только что названным выдающимся, наблюдательным и философски мыслящим биологам лучше, чем кому бы то ни было иному,— все подобные построения должны считаться временными, предварительными, за исключением необычайно счастливых случаев обнаружения большого ряда остатков, происходящих из мощной и широко распространенной толщи осадков. Легко накоплять вероятные предположения, но трудно разработать какой-нибудь один пример таким образом, чтобы он мог выдержать строгую критику.

После многих поисков полагаю, однако, что в качестве такого случая следует избрать родословную лошадей.

Род *Equus* появляется в поздней части миоценовой эпохи; но в отложениях, принадлежащих к средней части этой эпохи, его место занимают другие два рода, *Hipparion и Anchitherium*[1],

[1] Герман фон Мейер дал название *Anchitherium* виду *A. ezquerrae*; в своей статье, посвященной этому предмету, он усиленно старается отме-

а в самой нижней части миоцена и в верхнем эоцене встречается лишь второй из этих родов. Один вид *Anchitherium* был отнесен Кювье к палеотериям под названием *P. aurelianense*. Действительно, он очень сходен с некоторыми видами *Palaeotherium*, особенно с кювьеровским *Palaeotherium minus*, который был выделен Помелем в особый род *Plagiolophus*, по форме и строению жевательных (перемалывающих) зубов и по отсутствию в них сколько-нибудь толстого слоя цемента. Тем не менее зубная система *Anchitherium* отклоняется от типа *Palaeotherium* и приближается к типу лошади по присутствию в нижней челюсти лишь шести вполне развитых перемалывающих зубов, так как первый предкоренной очень мал, по размерам передних перемалывающих зубов, которые столь же велики или несколько больше, чем задние, по переднему выступанию второго предкоренного и по задней лопасти нижнего заднего коренного, которая, как указал Кювье, имеет значительно меньшую величину и отличается по форме.

Далее, чрезвычайно лошадеобразен скелет *Anchitherium*. Г-н Кристоль утверждает, что обычное в трудах по ветеринарии описание костей лошади или осла отвечает также и костям *Anchitherium*. В общем это, пожалуй, достаточно правильно, но имеются также и крайне важные отличия, которые и отмечает вполне справедливо только что упомянутый внимательный исследователь. Так, локтевая кость развита полно на всем своем протяжении, и ее осевая часть (диафиз) не есть лишь рудимент, сросшийся в одну кость с лучевой. Имеются три пальца: один большой посредине и по одному маленькому

тить отличия этого последнего, как типа нового рода, от кювьеровского *Palaeotherium d'Orleans*. Однако именно *Palaeotherium d'Orleans* есть тип установленного Кристолем рода *Hipparitherium*; поэтому, когда я писал эту речь, мне казалось, что, хотя *Hipparitherium* был предложен позже, чем *Anchitherium*, кристолевский термин имеет такое же право на признание. В общем, однако, представляется более удобным принять название *Anchitherium*.

с каждой стороны. Бедренная кость вполне сходна с лошадиной и имеет характерную ямку выше наружной суставной поверхности.

В Британском Музее есть один очень поучительный образец костей ноги, показывающий, что малая берцовая была представлена наружной лодыжкой и пластинкою, которая тянется вверх от нее по наружной стороне большой берцовой и плотно срослась с этой последней.[1] На задних ногах, так же как на передних, по три пальца; при этом средняя метатарсальная кость сжата с боков гораздо меньше, чем у лошади.

У гиппариона зубы похожи на лошадиные, хотя коронки перемалывающих зубов не так длинны; подобно лошадиным они обильно покрыты цементом. Осевая часть локтевой редуцирована до простой палочки, почти по всей своей длине сросшейся с лучевой; без тщательного исследования эта редуцированная кость кажется почти простым гребнем на поверхности лучевой кости. На передних ногах остается по три пальца, но наружные пальцы тоньше, чем у *Anchitherium*, и копыта их пропорционально меньше, чем копыто среднего пальца: эти боковые пальцы, действительно, редуцированы до состояния рудиментов и не достигают почвы. В задней ноге дистальный конец малой берцовой настолько полно сросся с большой берцовой, что первая кость кажется простым отростком второй, как у лошадей.

Наконец, у *Equus* коронки перемалывающих зубов удлиняются, а рисунок их несколько видоизменяется. Средняя часть оси локтевой обычно исчезает, а проксимальный и дистальный концы этой кости срастаются с лучевой. На каждой ноге

---

[1] Я обязан г-ну Жерве за предоставление в мое распоряжение образца, показывающего, что малая берцовая была развита полно, по крайней мере, в некоторых случаях; а также весьма интересного ramus нижней челюсти, который показывает, что, как у палеотериев, самый задний молочный коренной нижней челюсти был лишен задней лопасти, существующей у самого заднего постоянного коренного.

исчезают фаланги двух наружных (боковых) пальцев, а их метакарпальные и метатарсальные кости сохраняются в виде грифельных косточек.

Hipparion имеет на лицевой части черепа большие впадины впереди глазниц, подобные предглазничным впадинам, имеющимся у многих жвачных; однако следы таких впадин можно видеть у некоторых ископаемых лошадей Сиваликских холмов, и, как показывают недавние исследования Лейди, они сохранились у *Anchitherium*.

Если мы примем во внимание эти факты, а также то обстоятельство, что, как это указывает г-н Годри и другие, гиппарионы были подвержены весьма значительной изменчивости, то нам придется, мне кажется, сделать вывод, что типы анхитерия, гиппариона и древних лошадей составляют родословную линию современных лошадей, причем гиппарион представляет собой промежуточную стадию между остальными двумя типами, соответствуя форме В, о которой я упоминал в приведенном уже примере.

Процесс, путем которого анхитерий превратился в *Equus*, есть процесс специализации, или более или менее полного отклонения от того, что можно считать средним типом копытного млекопитающего. Редукция некоторых частей конечностей, сопровождаемая особым видоизменением остающихся частей, доведена у лошадей до большей степени, чем у каких бы то ни было других копытных. Редукция и специализация выражены меньше у гиппариона и еще меньше у анхитерия; и все-таки степень редукции и специализации некоторых частей у анхитерия, по сравнению с другими млекопитающими, оказывается значительной.

Не представляется ли, таким образом, вероятным, что, подобно тому как в миоценовой эпохе мы находим предковую лошадеобразную форму, менее измененную, чем *Equus*, так отступив к эоценовой эпохе, мы найдем какое-то четвероногое, относящееся к анхитерию так, как гиппарион относится

к *Equus*, и, следовательно, менее отклоняющееся от средней формы?

Я полагаю, что такому пожеланию в весьма значительной степени, если не полностью, удовлетворяет *Plagiolophus*, остатки которого в изобилии встречаются в некоторых частях верхне- и среднеэоценовой формации. По рисункам перемалывающих зубов *Plagiolophus* похож на *Anchitherium*, и коронки этих зубов у него покрыты тонким слоем цемента; однако кпереди перемалывающие зубы уменьшаются, и последний нижний коренной имеет большую заднюю лопасть,— как у *Palaeotherium*. Локтевая развита полностью и гораздо крупнее, чем у любого из *Equidae*, и в то же время она гораздо тоньше, чем у большинства настоящих палеотериев; она неподвижно соединяется, но не срастается с лучевой. На передней конечности три пальца, из которых боковые тонки, но менее утонены, чем у *Equidae*. По строению бедренной кости эта форма более похожа на палеотериев, чем на лошадь; на этой кости есть лишь маленькое углубление выше ее наружного сочленения в том месте, где у *Equidae* имеется столь заметная ямка. Малая берцовая самостоятельная, но очень тонкая, и ее дистальный конец срастается с большой берцовой. На задней ноге три пальца, размеры которых подобны таковым передней ноги. Главные метакарпальные и метатарсальные кости более плоски, чем у каких бы то ни было *Equidae*; как у палеотериев, метакарпальные кости длиннее метатарсальных.

По своей общей форме *Plagiolophus* похож на очень маленькую и стройную лошадь[1]; он совсем не похож на малоподвижное, свиноподобное животное, изображенное на рисунке Кювье, представляющем реставрацию его *Palaeotherium minus* в «Ossements Fossiles».

---

[1] Таково, по крайней мере, то заключение, которое подсказывается пропорциями скелета, изображенного у Кювье и Блэнвилля; точнее всего было бы сказать, что это животное по своему общему виду представляло собой нечто среднее между лошадью и агути.

Было бы рискованным утверждать, что *Plagiolophus* есть прямая исходная форма лошадиных; но едва ли есть основание сомневаться в том, что эти животные возникли вследствие видоизменения каких-то четвероногих, сходных с *Plagiolophus*.

Итак, мы дошли до среднеэоценовой формации, и все же проследили историю лошадей лишь до трехпалых предков. Однако эти трехпалые формы, подобно самим лошадиным, имеют рудименты двух других пальцев, свойственных упомянутому нами «среднему» четвероногому. Если подсказанное грифельными косточками лошадей ожидание найти, у какого-нибудь предка лошадей, вполне развитые пальцы, соответствующие этим косточкам, оправдалось, то мы получаем веские основания искать не менее полного подтверждения предположения, что трехпалый, похожий на *Plagiolophus* предок лошади должен был иметь еще более древнего пятипалого прапрадеда.

Однако среди немногих известных нам млекопитающих среднего и древнего эоцена такого пятипалого прапрадеда еще не видно.



СПИСОК
НАУЧНЫХ ТРУДОВ В. О. КОВАЛЕВСКОГО

ТРУДЫ ПО ПАЛЕОНТОЛОГИИ

1. Sur l'Anchitherium aurelianense Cuv. et sur l'histoire paléontologique des chevaux. Mém. Acad. Sci. Pétersb. (VII) XX, N 5, pp. 1—73, 1873.

2. Остеология Anchitherium aurelianense Cuv. как формы, выясняющей генеалогию лошади (Equus). Рассуждение для получения степени магистра по геологии и палеонтологии. Киев. 1873.

3. On the Osteology of the Hyopotamidae. Proc. Roy. Soc. London, XXI, pp. 147—165, 1873. То же в журнале Annals and Mag. Nat. Hist., vol. 12, No. 68, pp. 164—181.

4. On the Osteology of the Hyopotamidae. Phil. Trans. Roy. Soc. London, CLXIII, pp. 19—94, 1873.

5. Monographie der Gattung Anthracotherium Cuv. und Versuch einer naturlichen Classification der fossilen Huftiere. Palaeontographica, XXII, Lief. 3—5, pp. 131—346, 1873—1874.

6. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных. Изв. Об-ва любит. ест., антропол., этн., т. XVI, стр. 1—59, 1875.

7. Osteologie des Genus Entelodon Aym. Palaeontographica, XXII. Lief. 7, pp. 415, 450, 1876.

8. Osteologie des genus Gelocus Aym. Palaeontographica, XXIV, Lief. 5, pp. 145—162, 1877.

ТРУДЫ ПО ГЕОЛОГИИ

9. Несколько слов о границах между юрской и меловой формациями и о той роли, которую могут играть юрские отложения России в решении этого вопроса. Изв. Об-ва любит. ест., антропол., этн., т. XXIV, стр. 41—75, 1874.

10. Пресноводные отложения мелового периода. Зап. Мин. об-ва, т. X, стр. 32—132. 1875.

МЕЛКИЕ ЗАМЕТКИ

11. Краткое предварительное сообщение об ископаемых копытных. Изв. об-ва любит. ест., антроп. и этн., т. XIV, протоколы, стр. 35—58, 1874.

12. (E. D. Cope). Kowalewsky on Elasmotherium. Amer. Naturalist, v. XVII, p. 12, 1883.



ОГЛАВЛЕНИЕ

ОБ *ANCHITHERIUM AURELIANENSE* CUV. И О ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ ЛОШАДЕЙ (перевод с французского Л. К. Габуния) 9

ОСТЕОЛОГИЯ *ANCHITHERIUM AURELIANENSE* CUV. КАК ФОРМЫ, ВЫЯСНЯЮЩЕЙ ГЕНЕАЛОГИЮ ТИПА ЛОШАДИ (*EQUUS*) 149

ПРИЛОЖЕНИЯ

1. Послесловие редактора 255
2. Л. Ш. Давиташвили. В. О. Ковалевский, его научная деятельность и значение его трудов по палеонтологической истории семейства лошадиных 258
3. Л. Ш. Давиташвили и Л. К. Габуния. Примечания. 315
4. Т. Гексли. Отрывок из речи на годичном собрании Лондонского геологического общества (18 февраля 1870 г.), посвященный палеонтологической истории лошади (перевод с английского Л. К. Габуния). 342

Список научных трудов В. О. Ковалевского 350

Таблицы рисунков (I, II и III)

Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета Академии Наук СССР

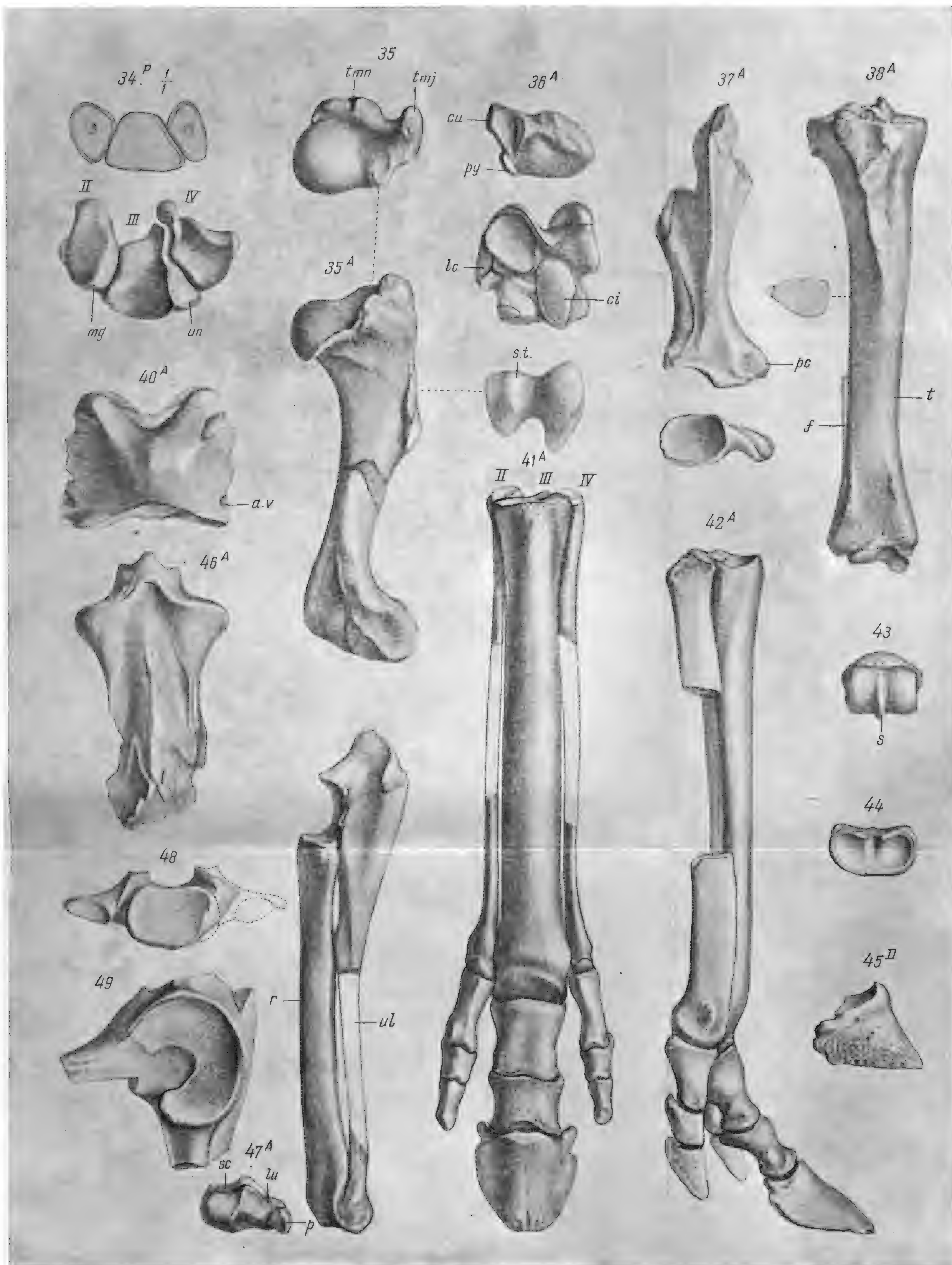
Редактор издательства *Е. И. Авдусина.* Технический редактор *М. Л. Темерлин.* Корректор *И. В. Кордэ.* РИСО АН СССР № 3351. А 12293. Издат. № 1709. Тип. заказ № 1109. Подп. к печ. 18/XII 1948 г. Формат бум. 70×92¹/₁₆. Печ. л. 22+5 вклеек. Уч.-издат. л. 18. Тираж 4000.

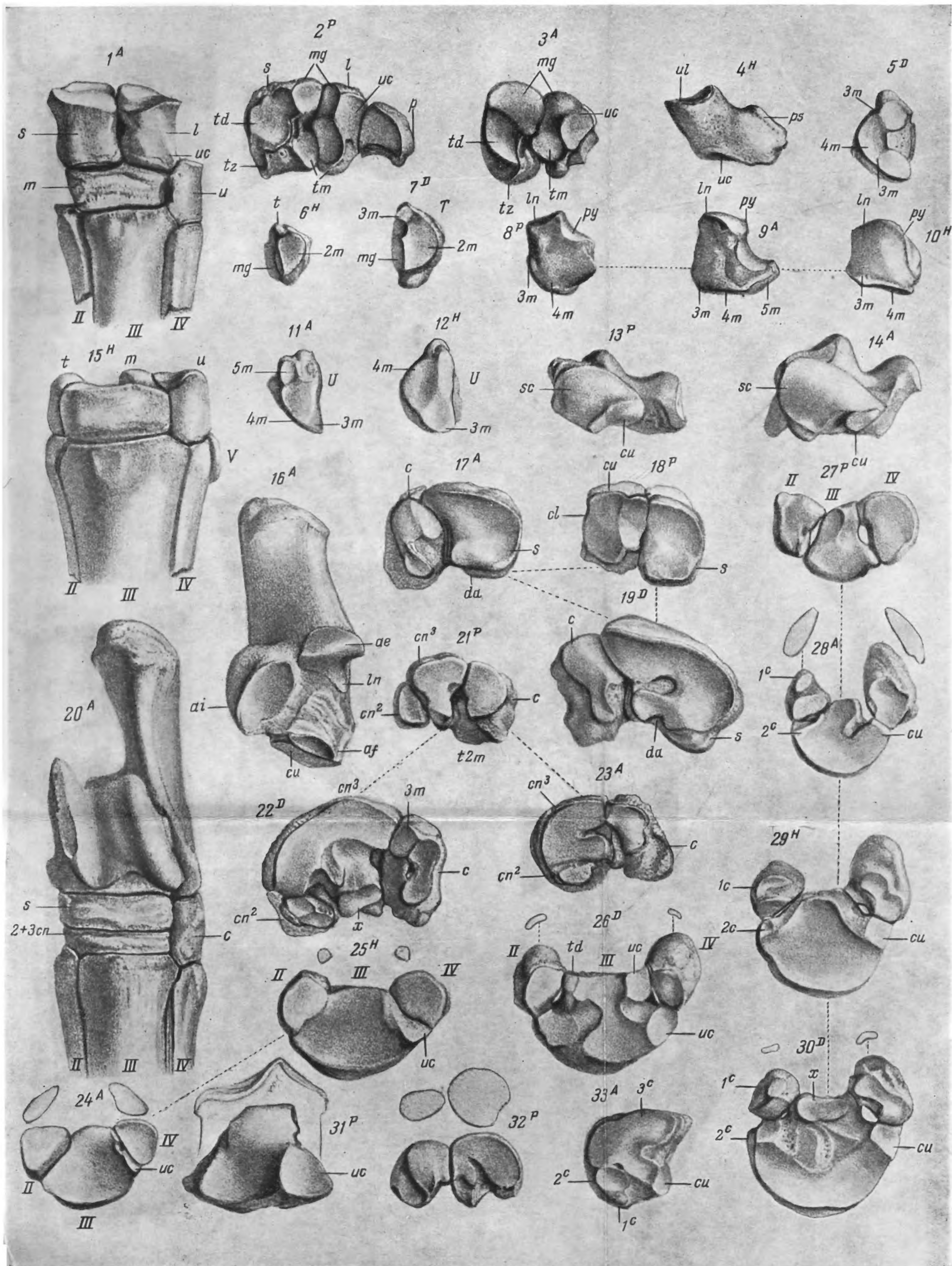
2-я тип. Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., д. 10

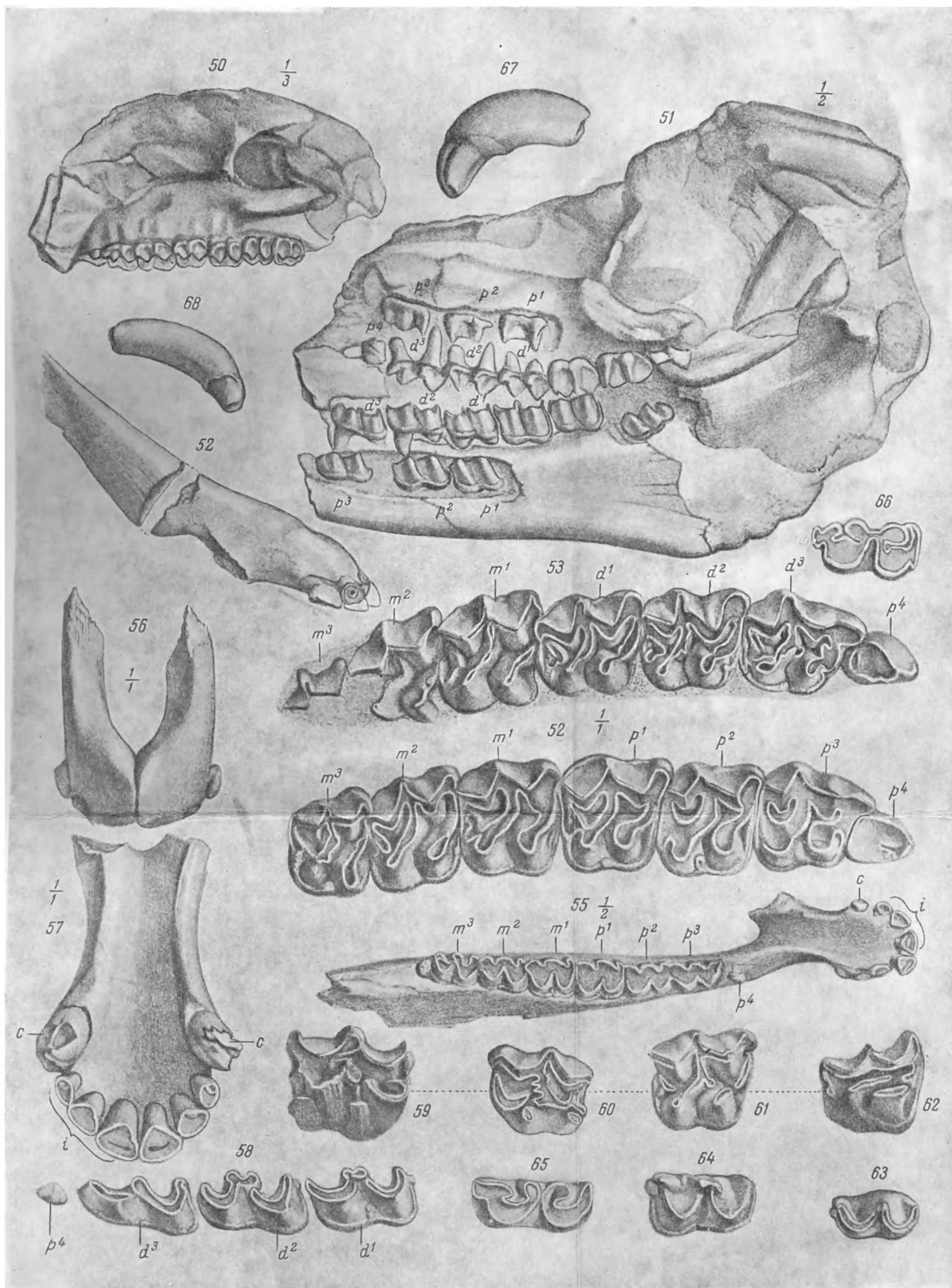
ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
58	10 сн.	28	31
66	10 св.	33	60
146	1 сн.	52 и 58	56 и 68
182	17 св.	22	4
315	6 сн.		
316	12—13 св.	28	27
332	6 сн.		
331	5 св.	инадаптиной	инадаптивной

В. О. Ковалевский. Палеонтология лошадей


34.P 1/1
II
III
IV
mg
un
35
tmn
tmj
35A
36A
cu
py
lc
ci
s.t.
37A
pc
38A
t
f
40A
a.v
41A
II
III
IV
42A
43
s
44
45D
46A
48
49
47A
sc
lu
p
r
ul


1A
2P
3A
4H
5D
6H
7D
8P
9A
10H
11A
12H
13P
14A
15H
16A
17A
18P
19D
20A
21P
22D
23A
24A
25H
26D
27P
28A
29H
30D
31P
32P
33A



50
1/3
67
51
1/2
68
p3
p2
p1
p4
d3
d2
d1
d3
d2
d1
p3
p2
p1
52
66
53
m1
d1
d2
d3
m2
p4
m3
56
1/1
52
1/1
m1
p1
m2
p2
p3
m3
p4
55
1/2
c
i
m3
m2
m1
p1
p2
p3
p4
1/1
57
c
c
i
59
60
61
62
58
65
64
63
p4
d3
d2
d1

В.О.КОВАЛЕВСКИЙ

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ ЛОШАДЕЙ



